

**Die optische Orientierung der Trichterspinne**  
***Agelena labyrinthica*:**  
**Richtungsabhängigkeit des Laufes vom**  
**Azimut der Lichtquelle**

**Inaugural-Dissertation**  
zur Erlangung der Doktorwürde der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der  
Freien Universität Berlin

vorgelegt von  
**Peter Moller**  
aus Hamburg

1969



Die öffentliche Verwaltung der Kaiserlichen  
Königlichen Hof- und Staatskanzlei  
Bekanntmachung des Kaiserlichen  
Königlichen Hof- und Staatskanzlei



Digitized by the Internet Archive  
in 2026



**Die optische Orientierung der Trichterspinne**  
**Agelena labyrinthica:**  
**Richtungsabhängigkeit des Laufes vom**  
**Azimut der Lichtquelle**

**Inaugural-Dissertation**  
zur Erlangung der Doktorwürde der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der  
Freien Universität Berlin

vorgelegt von  
**Peter Moller**  
aus Hamburg



1. Referent: Prof. Dr. K. Urich

2. Referent: Prof. Dr. G. Kümmel

Tag der mündlichen Prüfung: 9. 11. 1967

**Tag der Promotion: 16. JUNI 1969**

Herrn Priv.Doiz. Dr.P.Görner danke ich für die  
Überlassung des Themas und das kritische Interesse  
beim Fortgang der Arbeit, Herrn Prof.Dr.K.Urich für  
die großzügige Unterstützung der Versuche.



# Inhaltsverzeichnis

|                                                                                                                                                      |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Einleitung .....                                                                                                                                     | 5  |
| A. Material und Methoden, Statistik, Begriffserläuterung ..                                                                                          | 5  |
| B. Vorversuche zur Photomenotaxis .....                                                                                                              | 11 |
| Bedeutung der Nebenaugen, Bedeutung der Lichtintensität,<br>Einfluß der Parallaxe, Orientierung unter Rotlicht, Ein-<br>fluß des Elastizitätsmusters |    |
| C. Hauptversuche                                                                                                                                     |    |
| I. Fehler bei der Photomenotaxis .....                                                                                                               | 17 |
| II. Spontaneinstellungen zur Lichtquelle<br>und zum Schwerfeld .....                                                                                 | 25 |
| III. Zusammenwirken von optischer und kinästhetischer<br>Orientierung .....                                                                          | 30 |
| 1. Kompromißeinstellungen o h n e Richtungswechsel                                                                                                   |    |
| 2. Kompromißeinstellungen m i t Richtungswechsel                                                                                                     |    |
| D. Diskussion:                                                                                                                                       |    |
| Versuch einer Analyse der photomenotaktischen Fehler ...                                                                                             | 46 |
| Zusammenfassung .....                                                                                                                                | 54 |
| Literatur .....                                                                                                                                      | 55 |
| Anhang: Lebenslauf                                                                                                                                   |    |



## Einleitung

Bei der menotaktischen Orientierung der Arthropoden können systematische Abweichungen ("Fehler") von der einzuschlagenden Richtung auftreten (JANDER 1957, v. FRISCH und LINDAUER 1961, MARKL 1964, 1966). JANDER untersuchte als erster die Ursache der "Anfangsfehler" bei der photomenotaktischen Orientierung der roten Waldameise (Formica rufa). Er konnte nachweisen, daß positive oder negative phototaktische Tendenzen den menotaktischen Kurs beeinflussen. Derartige Fehler sind sehr wahrscheinlich zentralnervösen Ursprungs.

Bei dem photomenotaktischen Lauf der Trichterspinnne Agelena labyrinthica treten ebenfalls Fehler auf, die offenbar von der Stellung der Lichtquelle abhängen (GÖRNER 1958). Die Spinne kehrt zwar zur Warte zurück, startet zunächst jedoch in eine von der Warte abweichenden Richtung. Die Vermutung liegt nahe, daß auch diese Fehler durch den Einfluß positiver bzw. negativer phototaktischer Tendenzen bedingt sind.

Die quantitative Erfassung der Fehler bei der optischen Richtungsorientierung der Trichterspinnne und ihre Kausalanalyse sind der Hauptgegenstand der folgenden Untersuchungen.

### A. Material und Methoden

Trichterspinnen der Art Agelena labyrinthica (CLERCK) im 3., 4. und 5. Häutungsstadium wurden in den Randgebieten von Berlin gefangen. Sie werden einzeln in matt-schwarze Holzrahmen gesetzt (30 x 30 x 10 cm), in denen sie meist über Nacht ein Netz ausspinnen. In fast allen Fällen wird die Schlupfröhre in einer Rahmenecke angelegt. Der Ort vor der Schlupfröhre, an dem die Spinne auf Beute lauert, ist die **W a r t e**. Falls das Netz nicht horizontal gesponnen ist, werden die tiefer liegenden Teile vorsichtig mit einer Pinzette angehoben und über die Rahmenkante gespannt. Die durch diesen Eingriff veränderte Netzstruktur wird von der Spinne angenommen und weiter ausgebaut.

Die Versuche werden in einem Dunkelraum durchgeführt, in dem aus Stahlrohren eine Arena aufgebaut ist. Ihr Durchmesser beträgt 360 cm. Rundum ist die Arena mit schwarzem Tuch ausgehängt. Der Bereich über dem Spinnennetz ist mit schwarzem Papier abgeschirmt. Um zu verhindern, daß sich die Spinne nach hellen Kleidungsstücken orientiert, zog ich mir einen schwarzen Umhang an und wechselte während der Versuche mehrfach den Platz vor der Registriervorrichtung (Abb. 1). Diese befindet sich in der Mitte der Arena. 110 cm über der Netzmitte brennt bei allen Versuchen eine Rotlichtbirne. In 15°-Intervallen in Bezug auf die Netzmitte können Mikroskopierlampen (8 V, 48 W) in unterschiedlicher Höhe angebracht werden. Der Abstand zwischen Netzmitte und Lichtquelle beträgt 180 cm. Die Beleuchtungsstärke wird auf 100 Lux (gemessen auf der Netzmitte) einreguliert. Aus Abb. 2 ist die Anordnung aller verwendeten Lampenazimute zu ersehen. Über einen Fußschalter kann von einer Lichtquelle auf eine andere umgeschaltet, mit einem zweiten der gesamte Stromkreis unterbrochen werden.

Für einfache Kontrollläufe wird eine Fliege (Drosophila) auf das Netz geworfen. Die Spinne eilt aus der Warte heraus, packt die Fliege und kehrt zur Warte zurück. Mit Hilfe eines elektrischen Summers, der die Vibration einer Fliege imitieren soll, kann die Spinne außerdem an jeden beliebigen Netzort gelockt werden. Im Versuchsablauf wird in dem Augenblick umgeschaltet, in dem Agelena die Fliege erbeutet. Meist verfehlt die Spinne die Warte, findet jedoch nach einigen "Suchschleifen" zurück. Nach jedem Umschaltversuch wird mindestens ein Kontrolllauf bei unveränderter Lampenstellung eingeschoben. Im darauffolgenden Versuch wird wieder auf die anfangs gebotene Lichtquelle zurückgeschaltet usf., solange die Spinne Beute einträgt. - Für ein weiteres Vorhaben muß die Spinne aus dem Netz gehoben werden. Dies gelingt mit einem Zwirnsfaden, den man behutsam auf das Netz tupft. Die Spinne läßt sich durch die Erschütterung täuschen, eilt herbei und verbeißt sich in den Faden. Man kann das Tier vorsichtig aus dem Netz lösen, hochheben und abstreifen oder um einen bestimmten Weg versetzen. Statt eines Zwirnsfadens wird oft auch eine an einem Flügel fixierte größere Fliege (Phormia) verwendet.

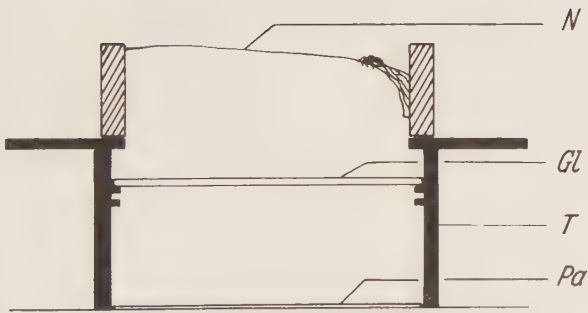


Abb. 1. Registriervorrichtung, nach GÖRNER (1962).

Zwischen Netz (N) und Protokollpapier (Pa) befindet sich eine Glasscheibe (Gl), die auch bei seitlichem Einblick parallaxenfreies Registrieren ermöglicht. T Träger.

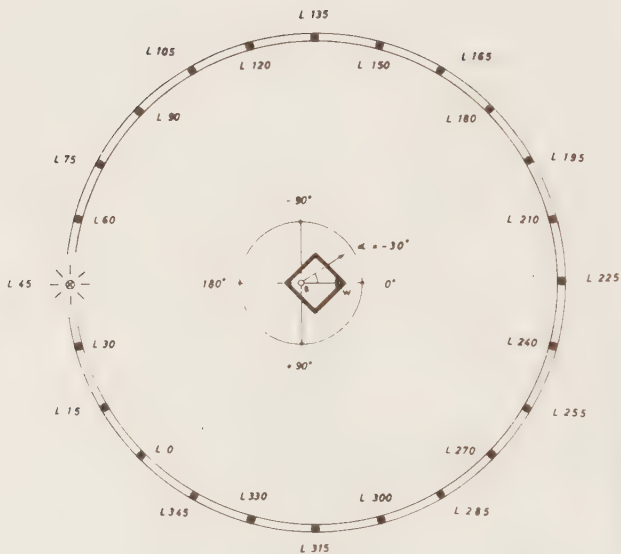


Abb. 2. Versuchsanordnung.

Arena:  $\varnothing = 360$  cm; in  $15^\circ$ -Intervallen können Mikroskopierlampen angebracht werden; Bezeichnung der Lichtquellen: L 0 bis L 345; breitrandiges Quadrat: Netzrahmen mit Warte (W) und Beuteort (B); Messung der Startrichtung der Spinne als Abweichung von  $\overline{BW}$ : Rechtsabweichungen haben positives, Linksabweichungen negatives Vorzeichen. Pfeil: Beispiel einer Startrichtung ( $\alpha = -30^\circ$ )

Es wird jeweils die Startrichtung der Spinne nach der von GÖRNER (1962) beschriebenen Methode bestimmt und in Winkelgraden zwischen  $0^\circ$  und  $180^\circ$  angegeben. Die vom Startort zur Warte führende Richtung wird als Nullrichtung definiert; Abweichungen von der Wartenrichtung nach rechts erhalten ein positives, solche nach links ein negatives Vorzeichen. Die Richtung zur Lichtquelle wird ebenso als Winkel zwischen  $0^\circ$  und  $180^\circ$ , bezogen auf die Wartenrichtung, mit positivem (rechts) oder negativem (links) Vorzeichen angegeben. Der so definierte Winkel wird als Sollwinkel  $\alpha_s$  bezeichnet. Er ist bei gleichbleibender Lichtquelle abhängig von der Lage des Startpunktes auf dem Netz. Es wurde daher das Protokollpapier in  $15 \times 15$  Quadrate der Seitenlänge 2 cm unterteilt und für jedes Feld mit einem Zeichengerät der Sollwinkel  $\alpha_s$  zu einer gegebenen Lichtquelle bestimmt. Die Startrichtungen bei negativen Sollwinkeln werden mit umgekehrtem Vorzeichen denen bei positiven Sollwinkeln zugeordnet. Sämtliche Startrichtungen werden, wenn nicht anders vermerkt, Sollwinkelklassen von  $10^\circ$  zugeteilt. So umfaßt z.B. die Sollwinkelklasse  $40^\circ$  alle  $\alpha_s$  zwischen  $35^\circ$  und  $45^\circ$ .

## Statistik

In der vorliegenden Arbeit werden statistische Methoden angewandt, welche die zirkuläre Verteilung der Meßwerte (Winkelgrade) berücksichtigen. Statistische Methoden der Kreisverteilung sind z.B. bei SCHMIDT-KOENIG 1961, PAPI und TONGIORGI 1963, WATERMAN 1963 und MARKL 1964, 1966 angeführt. Bei MARKL (1964) findet man eine Zusammenfassung der wichtigsten Tests für zirkulär verteilte Meßwerte, auf die ich mich im wesentlichen beziehe.

Aus  $n$  zirkulär verteilten Meßwerten der Startrichtungen  $\alpha_i$  ergibt sich der Mittelwert als die Richtung des mittleren Vektors  $\alpha_r$ , die resultierende Orientierungsrichtung:

$$\alpha_r = \arctan \frac{W}{V}, \quad W = \sum \sin \alpha_i, \quad V = \sum \cos \alpha_i$$

Ein Maß für die Streuung der Startrichtungen ist die Länge  $a$  des mittleren Vektors. Sie kann alle Werte zwischen 0 und 1 annehmen und ist um so kleiner, je mehr die Werte streuen.

$$a = \frac{R}{n}, \quad R = \sqrt{W^2 + V^2}$$

BATSCHULET (1965) gibt für die Berechnung der Streuung folgende Formel an:

$$s = \pm \sqrt{2(1-a)}, \text{ in Winkelgrad ausgedrückt: } s^{\circ} = \pm s \frac{360}{2}$$

### Begriffserläuterung

Unter **Drehtendenz** versteht man das Bestreben eines Tieres, aus einer beliebigen Ausgangsstellung seine Körperlängsachse in einen anderen Winkel zu einer Reizquelle einzustellen. Gleichbedeutend sind die Begriffe: **Drehafferenz**, **afferente Dreherregung**. Die **Drehreaktion** ist der in Winkelgraden meßbare Betrag der Drehtendenz. Je größer die Drehreaktion ist, um so mehr weicht das Tier von einer Ausgangsstellung ab. Das **Drehkommando** ist eine vom ZNS erzeugte Efferenz, die zur Erklärung der Photoménotaxis (JANDER 1957) entsprechend einer Definition von v.HOLST und MITTELSTAEDT (1950) und v.HOLST (1950) eingeführt und nachgewiesen wurde. Das Drehkommando wirkt der Drehtendenz entgegen. Durch Variieren des Drehkommandos kann das Tier jede beliebige Stellung zur Reizquelle stabilisieren. Der Begriff der **Grundorientierung** wurde von JANDER (1957) eingeführt. Er konnte zeigen, daß sich die Menotaxis der Insekten aus einer ursprünglicheren tropotaktischen Einstellung (Spontaneinstellung) ableitet. Das **Grundorientierungsmuster** soll das Häufigkeitsverhältnis der Spontaneinstellungen zu einer Lichtmarke wiedergeben. In die **Sollrichtung** würde die Spinne auf Grund optischer und/oder kinästhetischer Informationen im Idealfall starten. Die **optische Sollrichtung** kann durch Umschalten der Lichtquelle verändert werden. Die **kinästhetische Sollrichtung** fällt (in allen hier beschriebenen Versuchen) mit der Wartenrichtung zusammen. Als **Kompromiß-Sollrichtung** wird diejenige Richtung definiert, die aus optischer und kinästhetischer Orientierung resultiert und nicht durch das Grundorientierungsmuster beeinflusst wird.

## B. Vorversuche zur Photomenotaxis

Bevor eine quantitative Untersuchung der optischen Richtungsorientierung begonnen werden kann, muß zunächst geprüft werden, welche Parameter den Lauf der Spinne beeinflussen.

1. Die Bedeutung der Nebenaugen: Die Trichterspinne besitzt, wie die meisten Webespinnen, 6 invertierte Nebenaugen und 2 evertierte Hauptaugen. Die Nebenaugen überblicken lückenlos den Bereich über dem Horizont; die Hauptaugen erfassen den vorderen Bereich bis etwas über den Zenit (GÖRNER 1958). JANDER (1966) nimmt an, daß bei Webespinnen vor allem die Hauptaugen zur Photomenotaxis benutzt werden, während die Nebenaugen nur Hilfsfunktionen bei der Phototaxis haben. Für die Trichterspinne kann diese Arbeitsteilung der Haupt- und Nebenaugen jedoch nicht gelten. Agelena kann sich auch im hinteren Sehbereich menotaktisch zu einer Lichtquelle einstellen. Kontrollversuche mit ausgeschalteten Hauptaugen bestätigen außerdem, daß eine Lichtkompaßorientierung allein mit den Nebenaugen möglich ist.

2. Die Bedeutung der Lichtintensität: Bei einer Vielzahl der bisher untersuchten Organismen hängt die Stärke der phototaktischen Drehtendenz von der Reizintensität ab (s. JANDER 1963). Eine derartige Prophototaxis ist typisch für die ursprünglichen Insekten (Apterygoten, Polyneopteren), und, soweit bisher untersucht, für Phyllopoden unter den Krebsen, ferner für Diplopoden und Chilopoden. Der Lichtkurs der Palaeopteren, Paraneopteren und Oligoneopteren ist dagegen unabhängig von der Lichtintensität (Metaphototaxis, JANDER 1960, 1963, 1966, JANDER und BARRY 1968). Entsprechende Daten über Araneen liegen bisher nicht vor.

Die in den hier beschriebenen Versuchen verwendete Lichtquelle leuchtet das Netz nicht gleichmäßig aus. Von der Netzmitte bis zu den Rahmenkanten kann sich die Intensität um maximal 40 % ändern. Eine Intensitätsabhängigkeit der Menotaxis würde also das Ergebnis verfälschen.

Der Einfluß der Lichtintensität kann mit Hilfe der Vergleichsmessung von Drehtendenzen bestimmt werden. Meist werden die Licht- und die Schwerkraftkomponente in Konkurrenz gesetzt (z.B. Creni-

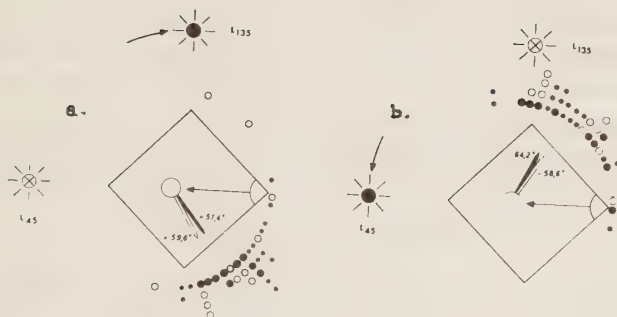
labrus: v. HOLST 1935, Dixippus: YAGI 1927, Carausius: BÄSSLER 1962, Calotermes: RICHARD 1950, Agriolimax: CROZIER und WOLF 1929, Apis mellifica: BOCH 1957, Formica rufa, Limnophilus: JANDER 1960).

Bei der Trichterspinne bieten sich optische und kinästhetische Menotaxis zum Vergleich an. Ihre Drehtendenzen werden unter einem Winkel von  $90^\circ$  in Konkurrenz gesetzt. Agelena startet dann in eine Kompromißrichtung. In Versuch 1 sind die beiden abwechselnd gebotenen Lichtquellen L 45 und L 135 gleich hell, in Versuch 2 wird die Lichtintensität von L 135 auf  $1/10$  (Beleuchtungsstärke:  $10 \text{ Lux}$ ) vermindert. Aus Abb. 3 geht hervor, daß die Lichtintensität keinen Einfluß auf die Drehtendenzen hat, gleichgültig, ob die Helligkeit verstärkt oder vermindert wird. Einige Läufe in Abb. 3 liegen deutlich außerhalb der Verteilung. (Möglicherweise handelt es sich um rein kinästhetische bzw. phototaktische Einstellungen.) Damit ist nachgewiesen, daß Agelena den Arthropoden mit metaphototaktischer Menotaxis zuzuordnen ist. Der biologische Vorteil einer intensitätsunabhängigen Lichtorientierung liegt auf der Hand.

3. Der Einfluß der Parallaxe: Bei einem Abstand der Lichtquelle von 180 cm ergibt sich eine Parallaxe von maximal  $10^\circ$ . Hierdurch können Fehler auftreten. Aus einer Reihe von Kontrollversuchen geht hervor, daß der gerade Lauf der Spinne durch die Parallaxe wahrscheinlich nicht beeinflusst wird.

4. Die Orientierung unter Rotlicht: Da während der Versuche über dem Netz eine Rotlichtbirne brennt, muß sichergestellt werden, daß diese Lichtquelle für die Spinne, besonders bei Läufen im "Dunkeln", keine Orientierung ermöglicht. Bei brennender Rotlichtleuchte erhält Agelena im Kontrolllauf (Versuch 3) an einem beliebigen Netzort eine Drosophila. Im Versuch 4 wird der Rahmen, bevor die Spinne den Rückweg antritt, um  $90^\circ$  nach links oder rechts gedreht. In der Kontrolle und im Drehversuch läuft Agelena gleichermaßen ( $P = 0,48$ ) geradenwegs zur Warte zurück (s. Tab. 1). Zum gleichen Ergebnis kommt GÖRNER (1966, S. 268) in entsprechenden Kontrollversuchen. Die Rotlichtleuchte bietet also keine optische Marke für die Spinne.

5. Der Einfluß des Elastizitätsmusters: Aus Versuchen von BALTZER (1930) und HOLZAPFEL (1933, 1935) ist bekannt, daß das Elastizi-



### Abb. 3. Drehtendenzvergleich.

Kinästhetische und optische Drehtendenz stehen unter einem Winkel von  $90^\circ$  in Konkurrenz. Agelena wird von der Warte zum Startbereich (großer Kreis) gelockt (Pfeil).

a. Nach Lernen der Position L 45: Umschalten von Lichtquelle L 45 auf L 135.

b. Nach Lernen der Position L 135: Umschalten von L 135 auf L 45.

Punkte, massiver Startrichtungspfeil: L 45 und L 135 haben gleiche Intensität. Kreise, umrandeter Startrichtungspfeil: L 135 ist 10 mal schwächer als L 45.

Kein Einfluß der Lichtintensität auf den Menotaxiswinkel.

Tabelle 1. Orientierung unter Rotlicht

| Versuch<br>Nr. | Vorgang                       | Anzahl<br>n | resultierende<br>Orientierungs-<br>richtung $\alpha_r^0$ | Streuung<br>$\pm s^0$ |
|----------------|-------------------------------|-------------|----------------------------------------------------------|-----------------------|
| 3              | Dunkelläufe                   | 157         | - 0,6                                                    | 17,6                  |
| 4              | Dunkelläufe/<br>Rahmendrehung | 43          | + 1,5                                                    | 13,1                  |
| 3/4            | zusammengefaßt                | 200         | - 0,2                                                    | 16,8                  |

Tabelle 2. Einfluß der Lampenhöhe

| Versuch<br>Nr. | Vorgang<br>Sollwinkel $\alpha_s^0$ /<br>Höhe | Anzahl<br>n | resultierende<br>Orientierungs-<br>richtung $\alpha_r^0$ | Streuung<br>$\pm s^0$ |
|----------------|----------------------------------------------|-------------|----------------------------------------------------------|-----------------------|
| 6              | 106 - 125 / 10                               | 31          | - 6,4                                                    | 8,5                   |
|                | / 30                                         | 24          | - 9,8                                                    | 9,0                   |
|                | / 50                                         | 31          | + 2,0                                                    | 10,8                  |
|                | / 70                                         | 18          | - 3,9                                                    | 12,5                  |
|                | 126 - 145 / 10                               | 36          | - 3,1                                                    | 7,6                   |
|                | / 30                                         | 37          | - 9,1                                                    | 9,5                   |
|                | / 50                                         | 29          | - 1,7                                                    | 7,6                   |
|                | / 70                                         | 28          | - 4,1                                                    | 13,9                  |
|                | 146 - 165 / 10                               | 60          | - 3,5                                                    | 9,3                   |
|                | / 30                                         | 62          | - 5,3                                                    | 9,8                   |
|                | / 50                                         | 62          | - 5,7                                                    | 12,1                  |
|                | / 70                                         | 32          | - 1,8                                                    | 14,4                  |
| 7              | Licht senkrecht<br>von oben                  | 32          | - 2,0                                                    | 15,2                  |

tätismusters des Netzes unter bestimmten Bedingungen den Rücklauf beeinflussen kann. In den hier beschriebenen Versuchen wären dann alle Startrichtungen vom Netzort abhängig. Um den Einfluß des Elastizitätsmusters zu prüfen, wird die Fläche des Netzes auf dem Protokollpapier von der Warte ausgehend in 6 gleiche Sektoren mit je drei Feldern eingeteilt (Abb. 4). In diese Felder werden die zugehörigen Startwinkel aus Versuch 3 und 4 eingetragen. Für die vier am häufigsten besetzten Felder werden Mittelwert und Streuung berechnet. Die geringen Abweichungen der vier Heimkehrrichtungen von der Wartenrichtung sind zufällig ( $P > 0,05$ ). Auch innerhalb der Heimkehrrichtungen liegen nur kleine, zufallsbedingte Abweichungen vor ( $P > 0,05$ ). In den untersuchten Startbereichen ist daher kein Einfluß der Netzelastizität nachzuweisen. Dieser Befund soll durch einen weiteren Versuch erhärtet werden.

V e r s u c h 5 : Die Spinne wird im Dunkeln (Rotlicht) von der Warte auf eine beliebige Netzstelle versetzt und erhält dann eine Drosophila.

Man kann annehmen, daß die Spinne auch nach Aufsetzen auf das Netz noch in "Wartenstimmung" ist. Steht nämlich eine Lichtquelle zur optischen Orientierung zur Verfügung, findet die Spinne zur Warte zurück (GÖRNER 1966, S. 259, Versuch 19 und eigene Kontrollversuche, s.S. 30, Versuch 13). - Falls das Netz irgendwelche zur Warte leitenden Informationen vermittelt, müßte eine bevorzugte Lauftendenz erkennbar sein. Wie Abb. 5 zeigt, sind die Meßwerte zirkulär gleichverteilt ( $\alpha = 0,197$ ), d.h., die Spinne ist desorientiert. Sie ist es auch dann, wenn man sie zunächst aus der Warte auf das Netz lockt, kurz mit einem Zwirnsfaden aus dem Netz hebt und auf die gleiche Stelle zurücksetzt. Für die weiteren Untersuchungen kann daher angenommen werden, daß sich die Trichterspinnne unter den gegebenen Bedingungen nur optisch und/oder kinästhetisch orientiert.

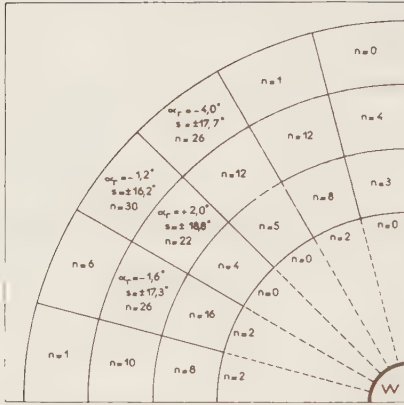


Abb. 4. Aufteilung des Netzes in Felder mit Angabe der mittleren Heimkehrrichtung  $\alpha_r$ , der Streuung  $\pm s^\circ$  und der Anzahl  $n$  der Rückläufe, die von den einzelnen Feldern angetreten wurden.

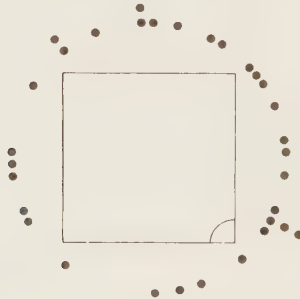


Abb. 5. Die Spinne wird bei Rotlicht aus der Warte (W) auf das Netz gehoben. Kein Einfluß von Netzstrukturen.

## C. Hauptversuche

### I. Fehler bei der Photomenotaxis

GÖRNER (1958) deutete bereits einen Zusammenhang zwischen Lampenazimut und Abweichung der Spinne vom Wartenkurs an. Ich konnte in meinen Versuchen eine Korrelation der Startrichtungen mit dem Lampenazimut bestätigen.

Soll die Abhängigkeit des Laufes vom Azimut der Lichtquelle untersucht werden, dann ist zuvor zu prüfen, ob auch die Lampenhöhe einen Einfluß hat.

In Versuch 6 wird die Lampenhöhe in  $20^\circ$ -Schritten von  $10^\circ$  auf  $70^\circ$  verändert und die mittlere Laufrichtung sowie die Streuung für drei Sollwinkelklassen ( $106^\circ - 125^\circ$ ,  $126^\circ - 145^\circ$  und  $146^\circ - 165^\circ$ ) bei den Lampenazimuten L 0, L 30, L 60 und L 90 bestimmt (s. Tab. 2, S. 14).

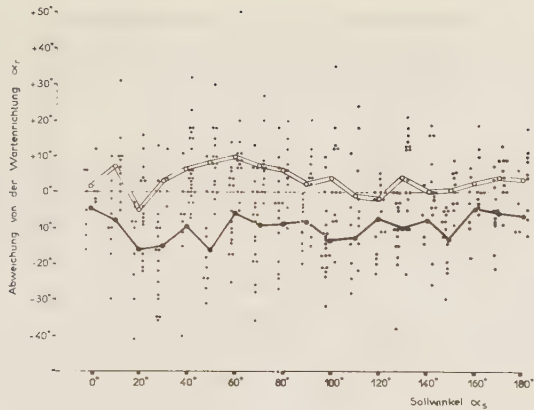
Die signifikante Zunahme der Streuung (F - Test, Prüfung jeweils zwischen Höhe  $10^\circ$  und Höhe  $70^\circ$ ) ist zu erwarten, da die richtungsweisende Horizontalkomponente abnimmt ( $\alpha_s = 106^\circ - 125^\circ$ :  $0,05 > P > 0,01$ ;  $\alpha_s = 126^\circ - 145^\circ$  und  $146^\circ - 165^\circ$ :  $P < 0,01$ ). Dagegen ist der Einfluß der Lampenhöhe auf die mittlere Laufrichtung nur schwer deutbar. Eine im Zenit stehende Lichtquelle schließlich (Versuch 7) hat keinen Orientierungswert: Die Streuung erreicht ein Maximum ( $s = \pm 15,2^\circ$ ). Der Betrag ist nahezu identisch mit der Streuung bei rein kinästhetischer Orientierung ( $s = \pm 16,8^\circ$ ). Man kann daher annehmen, daß sich Agelena unter den Bedingungen von Versuch 7 kinästhetisch orientiert. - Obwohl die Streuung bei einer Lampenhöhe von  $10^\circ$  am geringsten ist, steht die Lichtquelle bei allen folgenden Versuchen  $20^\circ$  über dem Netzhorizont: Bei geringeren Höhen können unerwünschte Schatten durch den Netzrahmen auftreten.

Da sich die Trichterspinne oft viele Male nacheinander auf das Netz locken läßt, können Umschaltversuche und Kontrollen rasch aufeinander folgen. Zuvor muß jedoch geprüft werden, ob bei jedem Lauf, unabhängig vom vorhergehenden, ein optisches Engramm gebildet wird, oder ob ein neues Engramm von dem vorhergehenden in irgendeiner Form überlagert wird. GÖRNER (1958, S. 134) fand bei seinen Versuchen mit polarisiertem Licht keine Anhaltspunkte für eine Beeinflussung durch den vorangehenden Lauf.

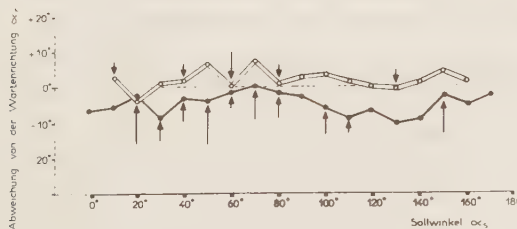
V e r s u c h 8 : Zunächst lernt die Spinne in drei Kontrollläufen die Lampenstellung  $L_1$ . Anschließend wird um  $90^\circ$  nach rechts oder links auf Lampe  $L_2$  umgeschaltet. Darauf werden mit Lampe  $L_2$  drei Kontrollläufe durchgeführt. Um alle 18 Sollwinkelklassen zu erfassen, nimmt die Lichtquelle  $L_1$  die Azimute L 0 bis L 330 ein.

In Abb. 6 sind die resultierenden Orientierungsrichtungen aller ersten Kontrollen in Abhängigkeit vom Sollwinkel eingezeichnet. Im Sollwinkelbereich  $0^\circ - 90^\circ$  haben sowohl die Mittelwerte mit vorangehender positiver als auch die mit vorangehender negativer Kompromißrichtung eine maximale Abweichtendenz gegenüber der Wartenrichtung. Die Differenz beider Kurven ist im Mittel mit  $P = 0,002$  gesichert (ausgenommen sind die Sollwinkelklassen  $20^\circ$  und  $90^\circ$ ). Im Sollwinkelbereich  $90^\circ - 180^\circ$  ist die Differenz nur teilweise zu sichern, da die Kurve mit vorangehender positiver Kompromißrichtung kaum von der Wartenrichtung abweicht. - In Abb. 7 sind die resultierenden Orientierungsrichtungen aller zweiten Kontrollen in Abhängigkeit vom Sollwinkel eingezeichnet. Zunächst fällt auf, daß die Differenz zwischen beiden Kurven im Vergleich mit den ersten Kontrollen abnimmt. Im Sollwinkelbereich  $0^\circ - 90^\circ$  nähern sich beide Kurven der  $0^\circ$ -Abszisse; die Abweichung von der Wartenrichtung wird immer geringer. Im Sollwinkelbereich  $90^\circ - 180^\circ$  verbleibt die Kurve mit vorangehender negativer Kompromißrichtung im negativen Abweichbereich, d.h., die Spinne startet vorwiegend von der Lichtquelle wegdrehend. Die dritten und folgenden Kontrollen schließlich werden durch den vorhergehenden Umschaltversuch nicht mehr beeinflusst. Um Einflüsse aus den vorangehenden Läufen auszuschalten, werden daher bei den folgenden Versuchen nur alle dritten und weiteren Läufe gewertet.

Aus den Ergebnissen geht hervor, daß ein bestehendes optisches Engramm durch ein neues nicht augenblicklich ausgelöscht und ersetzt wird, sondern daß das neue Engramm von dem vorausgehenden beeinflusst wird. Ob das Abklingen eines Engramms nach Umschalten der Lichtquelle proportional der Zeit, der zurückgelegten Weglänge oder beider Faktoren erfolgt, wurde nicht untersucht. GÖRNERs Folgerung, daß die Ergebnisse bei der Orientierung der Spinne nach polarisiertem Licht auf die Versuche mit seitlicher Lichtquelle übertragen werden können, muß nach meinen Befunden korrigiert werden.



**Abb. 6.** Einfluß des vorangehenden Laufes auf den folgenden Kontrolllauf. Mittlere Starttrichtung  $\alpha_r$  der L.Kontrollen nach vorangegangennem Umschaltversuch. Kreise und doppelrandige Kurve: Die Kompromißrichtung im vorangehenden Lauf war positiv; Punkte und massive Kurve: Die Kompromißrichtung im vorangehenden Lauf war negativ. Kleine Kreise und Punkte repräsentieren je einen Lauf. - Ein vorangehender Umschaltversuch beeinflusst den nachfolgenden Kontrolllauf.



**Abb. 7.** Einfluß des vorangehenden Laufes auf den folgenden Kontrolllauf. Mittlere Starttrichtungen der 2.Kontrollen nach vorangegangennem Umschaltversuch. Länge der Pfeile: Betrag, um den die Kurve aus der Position der 1.Kontrollen verschoben ist. Kreise, Punkte und Kurvenmarkierung: s. Abb. 6.

Zur Untersuchung der Fehler bei der Photomenotaxis der Trichterspinnne werden zwei Versuchsreihen durchgeführt:

1. Optische und kinästhetische Sollrichtung fallen zusammen (V e r s u c h 9).

Um alle Sollwinkel zu erfassen, werden Kontrollläufe bei Lampenazimuten von  $L\ 0$  bis  $L\ 330$  registriert. Abb. 8  $a_1$  zeigt die resultierenden Orientierungsrichtungen  $\alpha_r$  in Abhängigkeit vom Sollwinkel  $\alpha_s$ . Bei Sollwinkeln von  $0^\circ$  bis  $90^\circ$  ist  $\alpha_r$  nicht signifikant von der Wartenrichtung verschieden (ausgenommen bei  $\alpha_s = 10^\circ$  und  $\alpha_s = 20^\circ$ ). Werden die Sollwinkel größer, d.h. fixiert Agelena die Lichtquelle auf dem Rückweg im hinteren Sehbereich ( $100^\circ - 160^\circ$ ), dann weichen die mittleren Startrichtungen von der Wartenrichtung ab ( $0,05 \leq P \leq 0,01$ ): Die Spinne dreht sich von der Lichtquelle weg. Bei  $\alpha_s = 170^\circ$  und  $180^\circ$  ist die Abweichung nicht mehr signifikant. Die Streuung der Startrichtungen (Abb. 8  $a_2$ ) zeigt Minima bei  $\alpha_s = 0^\circ$  und  $180^\circ$  und ein Maximum zwischen  $\alpha_s = 60^\circ$  und  $\alpha_s = 70^\circ$ . Die Streuungsunterschiede sind nicht durch unterschiedliche Anzahl von Meßwerten bedingt.

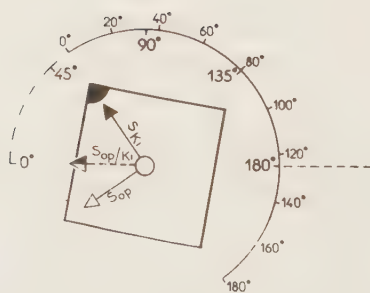
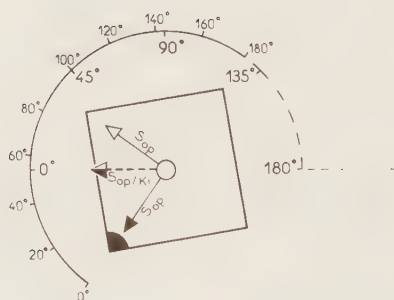
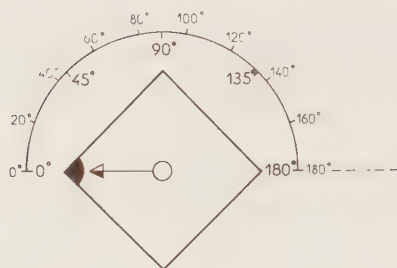
In den beschriebenen Kontrollläufen kann Agelena gleichzeitig optisch und kinästhetisch, vielleicht auch nur kinästhetisch orientiert sein. Rein kinästhetisch orientierte Läufe sind von optisch und kinästhetisch orientierten Läufen nicht zu trennen. Sie verfälschen aber das Ergebnis. Mit dem Umschaltversuch ist eine Möglichkeit gegeben, kinästhetisch orientierte Läufe von der Verteilung der Kompromißrichtungen zu unterscheiden.

2. Optische und kinästhetische Sollrichtung stehen senkrecht aufeinander (V e r s u c h 10).

Zwei Versuchsreihen werden durchgeführt. Die Spinne wird zunächst bei eingeschalteter Lichtquelle  $L_1$  auf das Netz gelockt. In der ersten Reihe (a) wird nach rechts auf die Lichtquelle  $L_2$  umgeschaltet. Die optische Sollrichtung  $S_{Op}$  ist also gleich  $+ 90^\circ$ . In einer zweiten Reihe (b) wird nach links auf die Lichtquelle  $L_2$  umgeschaltet. Die optische Sollrichtung ist also gleich  $- 90^\circ$ . Der Sollwinkel  $\alpha_s$  wird zur Richtung der umgeschalteten Lichtquelle  $L_2$  bezogen auf die Wartenrichtung und in Abhängigkeit vom Standort der Spinne bestimmt.

In Abb. 8  $b_1$  und 8  $c_1$  sind die resultierenden Orientierungsrichtungen  $\alpha_r$  in Abhängigkeit vom Sollwinkel  $\alpha_s$  nach der Methode der gleitenden Mittel eingetragen. Dabei wurde für jede Sollwinkelklasse die Anzahl der Versuche berücksichtigt. Die beiden Verteilungen um die kinästhetische Sollrichtung und die Kompromiß-Sollrichtung (s.S. 10) überlappen sich. Da mit den zur Verfügung stehenden statistischen Mitteln (Kreisverteilung) keine exakte Trennung der beiden Verteilungen gelang, sind in die Berechnung von  $\alpha_r$  jeder Sollwinkelklasse alle Werte innerhalb eines gemittelten dreifachen Streubereiches ( $\pm 3 s^0$ ) einbezogen. Einige Werte fallen weit aus diesem Bereich heraus und sind daher nicht in die Rechnung eingegangen. Da der Anteil der möglicherweise rein optisch orientierten Läufe kleiner ist als derjenige der möglicherweise rein kinästhetisch orientierten Läufe, bedeutet das für den Kurvenverlauf in Abb. 8  $b_1$  und 8  $c_1$ , daß die Beträge für die berechneten  $\alpha_r$  insgesamt etwas zu niedrig sind. Bei einer exakten Trennung dürfte sich wahrscheinlich jeweils eine größere Abweichung von der Wartenrichtung ergeben.

Vergleicht man die beiden Kurven der mittleren Laufrichtungen nach Umschalten der Lichtquelle nach rechts (Abb. 8  $b_1$ ) bzw. nach links (Abb. 8  $c_1$ ), dann fällt -trotz der großen Streuung der Mittelwerte- der ähnliche Kurvenverlauf auf: Beide Kurven zeigen ein ausgeprägtes Minimum bei etwa  $180^0$  (Abb. 8  $b_1$ ) bzw.  $60^0$  (Abb. 8  $c_1$ ), also dann, wenn die Lichtquelle schräg hinten fixiert wird. Bezogen auf die Wartenrichtung bedeutet das: Geringe Abweichung in Abb. 8  $b_1$ , große Abweichung in Abb. 8  $c_1$ . Die Art der Darstellung ist so gewählt, daß die Abszisse identisch mit der Kompromiß-Sollrichtung,  $S_{Op/K1} = \pm 55^0$ , ist. Sie entspricht also, wie in der Kontrolle (Abb. 8 a), dem Spezialfall, daß die Sollrichtung mit der Richtung der positiven bzw. negativen Phototaxis zusammenfällt. Die Berechtigung für eine derartige Darstellung sowie weitere Überlegungen hierzu werden im Kapitel "Diskussion" mitgeteilt. - Weiterhin sind in Abb. 8  $b_2$  und 8  $c_2$  die Streuungen der Startrichtungen jeder Sollwinkelklasse eingetragen. Auch hier sind, wenn auch weniger ausgeprägt, Maxima und Minima (z.B. bei  $\alpha_s = 130^0$  in Abb. 8  $c_2$ ) zu erkennen. Hierauf wird ebenfalls später eingegangen.



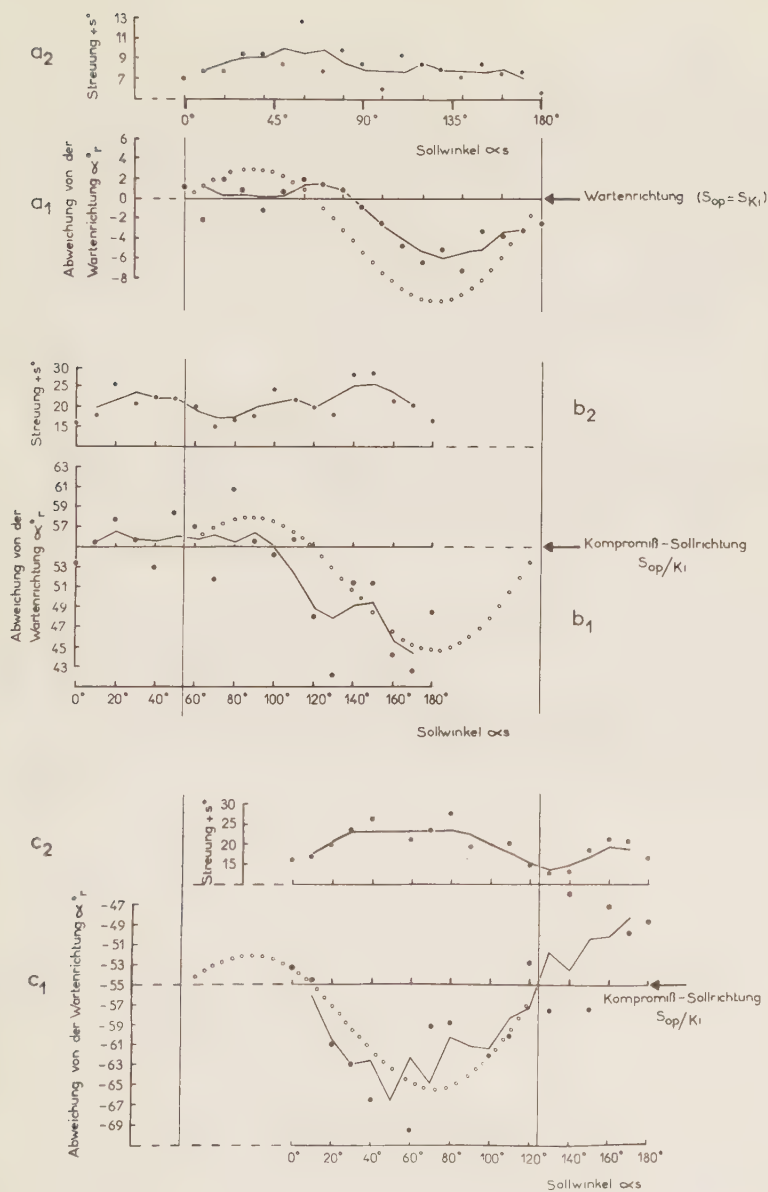


Abb. 8. Legende s.S. 24

### Legende zu Abb. 8.

Fehler bei der photomenotaktischen Orientierung.

Die linke Seite (S. 22) zeigt jeweils die Versuchsbedingungen zu den auf der rechten Seite (S. 23) dargestellten Ergebnissen.

#### Versuchsbedingungen:

Quadrat mit schwarz ausgefülltem Sektor: Netzrahmen mit Warte.

Kreis in der Mitte des Netzes: Startbereich;

massiver Pfeil: Kinästhetische Sollrichtung  $S_{Ki}$  (Wartenrichtung),

umrandeter Pfeil: Optische Sollrichtung  $S_{Op}$ ,

strichliert-schwarz-weißer Pfeil: Kompromiß-Sollrichtung  $S_{Op/Ki}$ .

Die äußeren Winkelangaben geben den Sollwinkel  $\alpha_s$  für den jeweils durchgeführten Versuch an, die inneren sind für einen Vergleich der drei Kurven identisch mit dem Sollwinkel der Kontrolle.

#### Ergebnisse:

$a_1, b_1, c_1$ : Die resultierende Orientierungsrichtung  $\alpha_r$  als Abweichung von der Wartenrichtung in Abhängigkeit vom Sollwinkel  $\alpha_s$ .

$a_2, b_2, c_2$ : Streuung +  $s^0$  von  $\alpha_r$  in Abhängigkeit von  $\alpha_s$ . Die mit (o) gekennzeichnete Kurve in  $a_1, b_1, c_1$  wurde nach einer Hypothese zur Analyse der Fehler gefunden (vgl. hierzu auch Abb. 22).

Berechnung der Kurvenzüge nach der Methode der gleitenden Mittel unter Berücksichtigung der Anzahl der Versuche.

## II. Spontaneinstellungen zur Lichtquelle und zum Schwerfeld

Nach der Kompensationstheorie von JANDER leitet sich die photomenotaktische Orientierung der Insekten von der Grundorientierung ab. Es überrascht daher nicht, daß bei allen Insekten, die sich menotaktisch orientieren, experimentell auch Einstellungen in eine Grundorientierungsrichtung ausgelöst werden können (s. JANDER 1957). Es ist naheliegend zu prüfen, ob auch bei der Trichterspinnne, für die bisher noch keine Grundorientierung beschrieben wurde, Spontaneinstellungen zur Reizquelle nachweisbar sind.

V e r s u c h 11 : Ein großes Netz (50 x 50 cm) wird vorsichtig so über einen kleinen Rahmen (30 x 30 cm) gespannt, daß die Wartenregion außerhalb des Rahmens liegt. Das Netz innerhalb des Rahmens hat somit eine weitgehend einheitliche Struktur. In 180 cm Entfernung brennt 20° über dem Netzhorizont eine Lichtquelle (100 Lux). Die Spinne wird unter beliebigem Winkel zur Lichtquelle aus einem kleinen Kästchen auf das Netz gesetzt. Unmittelbar neben die Spinne wird eine Drosophila auf das Netz geworfen. Agelena packt die Fliege, dreht sich in den meisten Fällen und legt eine kleine Wegstrecke zurück. Um auszuschalten, daß Spontaneinstellungen zum Netzrahmen Einstellungen zur Lichtquelle vortäuschen, wird das Azimut der Lichtquelle mehrfach willkürlich geändert.

Wie Abb. 9 zeigt, reagiert die Spinne überwiegend negativ und etwa halb so häufig positiv phototaktisch. Daneben gibt es eine Einstellung quer zur Lichtrichtung, die L a t e r a l p h o t o - t a x i s . Der Unterschied in den Häufigkeiten von positiver und negativer Phototaxis ( $P < 0,001$ ) sowie lateraler und negativer Phototaxis ( $0,01 < P < 0,05$ ) ist statistisch gesichert ( $\chi^2$  - Verfahren). Ein entsprechender Unterschied zwischen positiver und lateraler Phototaxis liegt nicht vor ( $P = 0,28$  bzw.  $P = 0,17$ ; positive Phototaxis gegen rechte (+) bzw. linke (-) laterale Phototaxis geprüft.)

Einstellungen gegenüber optischen Reizen sind häufig mit Einstellungen zur Schwerkraft korreliert, so z.B. beim "Transponieren" der Insekten (s. v. FRISCH 1952, S. 61). Ob auch bei Araneen ein

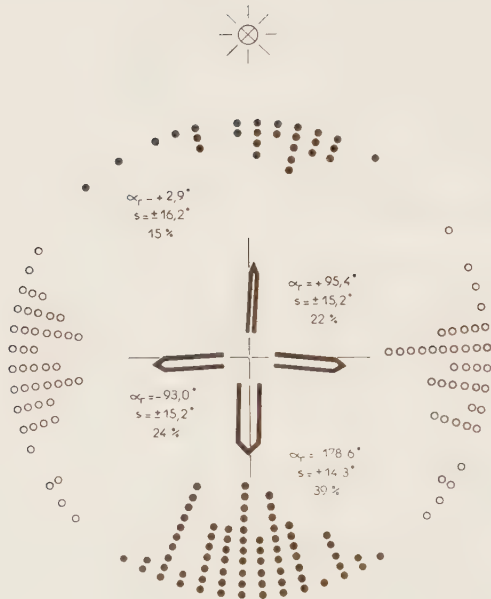


Abb. 9. Optische Grundorientierung.

Punkte: Einstellungen in die Richtung der positiven und negativen Phototaxis; Kreise: Einstellungen in die Richtung der lateralen Phototaxis; Pfeile: Mittlere Startrichtung  $\alpha_r$  in die Richtungen der Grundorientierung. Die prozentualen Häufigkeitswahlen in jede Richtung sind durch die Stärke der Pfeile und numerisch angegeben. Die Abweichung von  $\alpha_r$  von der jeweils theoretischen Richtung (dünner Strich) ist zufällig.

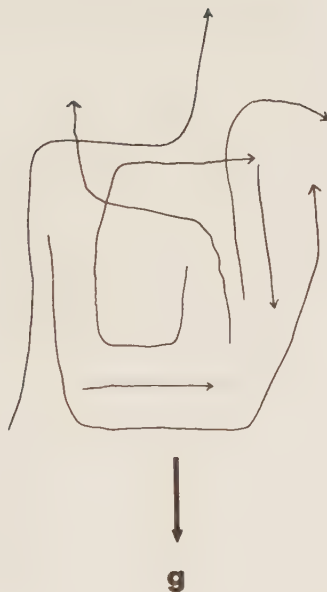


Abb. 10. Laufbeispiele mehrerer Spinnen zur Spontaneinstellung an einer senkrechten Wand.  $g$  Richtung der Schwerkraft.

derartiger Zusammenhang besteht, soll an der Trichterspinne geprüft werden.

V e r s u c h 12 : An einer senkrechten Wand ohne optische Orientierungsmöglichkeit (Rotlicht) werden die Spontaneinstellungen zur Schwerkraftrichtung von 12 Spinnen des 3., 4. und 5. Häutungsstadiums festgestellt.

Die Spinne wechselt häufig zwischen den Einstellungen zur Schwerkraftrichtung, wie aus den Laufbeispielen in Abb. 10 hervorgeht. Aus dem Laufdiagramm (Abb. 11) ist unschwer eine viergipflige Verteilung zu entnehmen. Wie bei der Spontaneinstellung zur Lichtquelle die negative Phototaxis, so überwiegt bei der Spontaneinstellung im Schwerfeld die negative Geotaxis. Neben einem kleinen Anteil positiver Geotaxis fällt wiederum die Einstellung quer zur Reizrichtung auf. Da eine exakte Zuordnung der Laufrichtungen im Überlappungsbereich zweier Grundeinstellrichtungen nicht möglich ist, wird das Verteilungsdiagramm bei  $\pm 45^\circ$  und  $\pm 135^\circ$  "aufgeschnitten" und die Häufigkeiten der Läufe in den vier sich ergebenden Sektoren statistisch verglichen. Der Unterschied in den Häufigkeiten von positiver und negativer, sowie lateraler und negativer Geotaxis ist statistisch gesichert ( $P < 0,001$ ). Ein entsprechender Unterschied zwischen lateraler und positiver Geotaxis ist ebenso wie bei den Einstellungen zu einer Lichtquelle nicht zu sichern ( $P = 0,4$  bzw.  $P = 0,3$  ; positive Geotaxis gegen rechte (+) bzw. linke (-) laterale Geotaxis geprüft.)

Eine derartige L a t e r a l g e o t a x i s ist bisher noch nicht beschrieben worden. MARKL (1966, S. 347) vermutet sie bei Bienen, JANDER (1963, S. 385) konnte diese Einstellung aber weder bei Bienen noch bei Ameisen nachweisen.

Die Literatur zum Thema "Spontaneinstellungen zur Licht- und Schwerkraftrichtung" ist ausführlich bei JANDER (1963) zusammengetragen. Positive und negative Einstellungen zur Reizrichtung sind weit verbreitet. Auch die Einstellung der Hochachse zur Reizrichtung (Transversaleinstellung) findet man häufig bei frei im Wasser schwimmenden oder frei fliegenden Lebewesen (Libellen: MITTELSTAEDT 1950). Dagegen ist eine Ausrichtung der Querachse in die Reizrichtung (Lateraleinstellung) weniger und bisher nur

für die Lichtorientierung bekannt. Beschrieben ist eine Lateral-phototaxis bei Forficula: WEYRAUCH 1937, Elysia viridis: FRAENKEL 1927, Calotermes: RICHARD 1950, Carausius: BAUERS 1953, Geotrupes: BIRUKOW 1954, Schistocerca: CORNWELL 1955, Drosophila: DÜRRWACHTER 1957, Velia: EMEIS 1959 und Locusta: CASSIER 1965.



Abb. 11. Spontaneinstellungen der Trichterspinnwand an einer senkrechten Wand ohne optische Orientierungsmöglichkeit. Einstellung nach einer Richtungsänderung ist durch einen Punkt dargestellt. P positive -, N negative -, L+ und L- laterale Geotaxis. g Richtung der Schwerkraft.

### III. Das Zusammenwirken von optischer und kinästhetischer Orientierung

#### 1. Kompromieinstellungen ohne Richtungswechsel

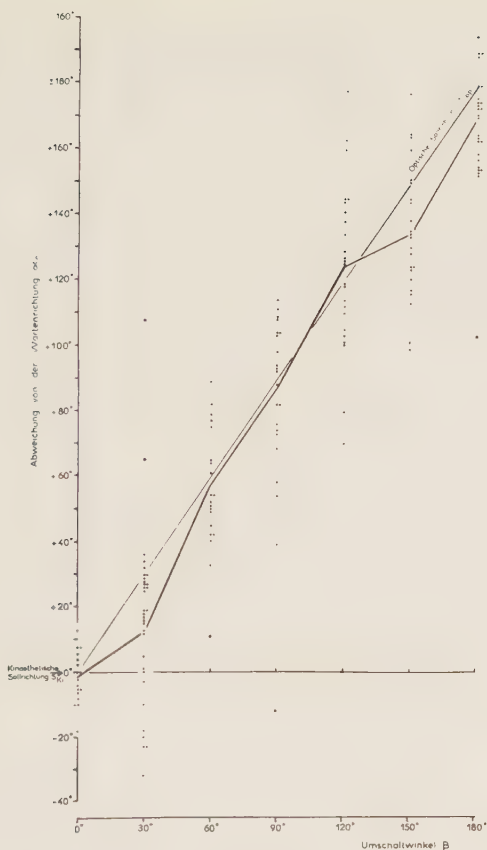
Wenn optische und kinästhetische Sollrichtung übereinstimmen, wird die theoretische Heimkehrrichtung von zwei menotaktischen Orientierungsgrößen bestimmt, deren Drehkommandos sich addieren. Wie genau der Orientierungsmechanismus arbeitet, kann man an der Streuung der Startrichtungen ablesen. Für  $S_{Op} = S_{Ki}$  erhält man Werte von  $s = \pm 5,8^\circ$  bis  $s = \pm 12,9^\circ$  (s. Abb. 8 a<sub>2</sub>). Stehen optische und kinästhetische Orientierung in Konkurrenz, so nimmt die Streuung zu:  $s = \pm 12,6^\circ$  bis  $s = \pm 28,4^\circ$  (s. Abb. 8 b<sub>2</sub> und 8 c<sub>2</sub>). Es kommt zur Ausbildung einer Kompromiß-Sollrichtung  $S_{Op/Ki}$ . Die Größe von  $S_{Op/Ki}$ , die mittlere Drehreaktion der Spinne, läßt Rückschlüsse auf die kinästhetische bzw. optische Drehtendenz zu. In einer Kontrollversuchsreihe soll der menotaktische Lauf allein von der optischen Drehtendenz bzw. dem optischen Drehkommando bestimmt werden.

V e r s u c h 13 : In der Warte und auf dem Weg zum Startbereich fixiert die Spinne eine Lichtquelle genau vorn. Um zur Warte zurückzugelangen, muß Agelena daher einen Kurswinkel von  $180^\circ$  einhalten. Im Startbereich wird die Spinne kurz aus dem Netz gehoben. Damit ist die Kinästhetik ausgeschaltet. Im gleichen Moment wird eine Drosophila dazugeworfen und nicht bzw. um  $30^\circ$ ,  $60^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $120^\circ$ ,  $150^\circ$  und um  $180^\circ$  umgeschaltet. Die resultierenden Orientierungsrichtungen  $\alpha_r$  sind in Abb. 12 eingetragen.

Die Spinnen weichen im Mittel um den Umschaltwinkel  $\beta$  von der Wartenrichtung ab, d.h., die Abweichung von der optischen Sollrichtung ist annähernd 0. Die unerwartete Abweichung von  $\alpha_r$  bei einem Umschaltwinkel von  $\beta = 30^\circ$  kann vorläufig nicht erklärt werden.

V e r s u c h 14 : Der folgende Versuch verläuft wie Versuch 13, nur wird die Spinne nicht hochgehoben, die Kinästhetik also nicht gelöscht. Das Ergebnis ist in Abb. 13 dargestellt.

Die Spinne kann sich nicht nur in eine Kompromißrichtung zwischen optischer und kinästhetischer Orientierung einstellen, sondern auch alternativ die optische oder die kinästhetische Sollrichtung wählen.



**Abb. 12.** Startrichtungen der Spinne in Abhängigkeit vom Umschaltwinkel  $\beta$ . Die Kinästhetik ist ausgeschaltet. ■ und ● : je ein Lauf.

■ Diese Läufe (sehr wahrscheinlich Spontaneinstellungen in eine der Grundorientierungsrichtungen) sind bei der Berechnung von  $\alpha_r$  nicht berücksichtigt. Außerdem wurden folgende Läufe, die aus Platzersparnis nicht in die Abbildung aufgenommen wurden und ebenfalls als Spontaneinstellungen zu deuten sind, nicht gewertet: Für  $\beta = 90^\circ$ :  $-87^\circ$ ;  $\beta = 150^\circ$ :  $-153^\circ$ ,  $-157^\circ$ ;  $\beta = 180^\circ$ :  $-23^\circ$ ,  $-56^\circ$ ,  $-65^\circ$ ,  $-100^\circ$ ,  $-127^\circ$ . Die Spinne startet annähernd (Kurvenzug) in die optische Sollrichtung (dünne Gerade).

Besonders deutlich wird die Alternativeinstellung beim Umschalten um  $150^\circ$  und  $180^\circ$ . Die Entscheidung, welche Läufe rein kinästhetisch und welche rein optisch orientiert sind, kann für die Umschaltwinkel  $120^\circ$  bis  $180^\circ$  verhältnismäßig gut getroffen werden. Für  $\beta = 30^\circ$ ,  $60^\circ$  und  $90^\circ$  ist eine Abgrenzung nicht möglich. Für den Fall, daß optische und kinästhetische Orientierung genau gegeneinander wirken ( $\beta = 180^\circ$ ), sollte man rein kinästhetisch bzw. rein optisch orientierte Läufe erwarten. Das Ergebnis zeigt beide Einstellungen. Zusätzlich gibt es offenbar weitere Einstellungen, nämlich in eine der Grundorientierungsrichtungen. Ein ähnliches Verhalten beobachteten ERCOLINI (1964) und PARDI und ERCOLINI (1965) bei der Lichtkompaßorientierung des Amphipoden Talorchestia martensii: Neben vorwiegend kompaßtreu laufenden Krebsen gab es einige Tiere, die auf die Sonne zuliefen, also offensichtlich positiv phototaktisch reagierten.

In Abb. 13 ist weiterhin die Kurve der mittleren Laufrichtungen  $\alpha_r$  eingetragen.  $\alpha_r$  ist jedoch mit einem erheblichen Fehler behaftet, da die rein optisch und rein kinästhetisch orientierten Läufe, die nicht mit Sicherheit gegenüber den Kompromisseinstellungen abzugrenzen sind, mit in die Berechnung eingehen. Versucht man trotzdem eine solche Abgrenzung, dann erhält man einen Kurvenverlauf von  $\alpha_r$ , der sich nicht prinzipiell von der unkorrigierten Kurve unterscheidet. Um die optische Drehtendenz zu verdeutlichen, ist in Abb. 14 a die Differenz zur optischen Sollrichtung über dem Umschaltwinkel,  $(\beta - \alpha_r)$  als Funktion von  $\beta$  aufgetragen. Da die kinästhetische Drehtendenz bei der Bestimmung der Kompromißrichtung definitionsgemäß konstant bleibt (Wartenrichtung = kinästhetische Sollrichtung), kann man auf einen sinusförmigen Verlauf der optischen Drehtendenz schließen. Um dies zu prüfen, wird  $(\beta - \alpha_r)$  in Abhängigkeit von der Drehreaktion  $\alpha_r$  aufgetragen (Abb. 14 b). Trotz des oben erwähnten Fehlers von  $\alpha_r$  lassen sich die so erhaltenen Werte durch eine Sinuskurve verbinden.

Sieht man in der kinästhetischen Sollrichtung die zu erstrebende Laufrichtung (Wartenrichtung), dann ist die optische Sollrichtung die von der Warte ablenkende Reizgröße. So betrachtet, lassen sich die Ergebnisse mit den Beziehungen zwischen Reizrichtung und

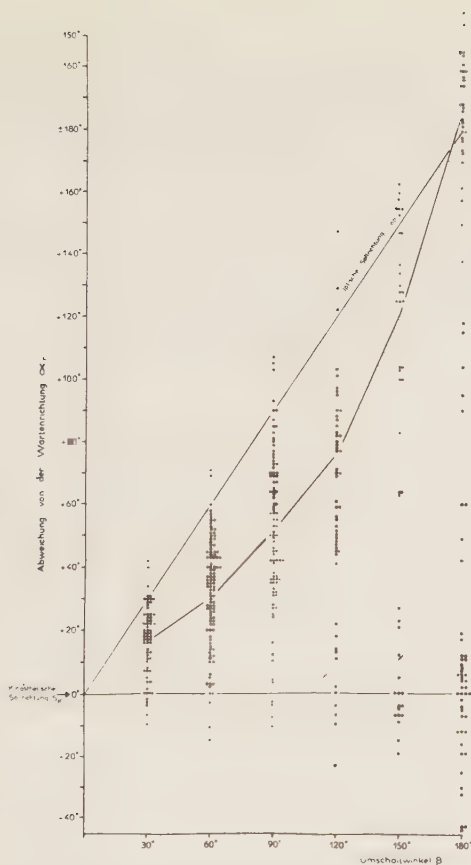


Abb. 13. Startrichtungen der Spinne in Abhängigkeit vom Umschaltwinkel  $\beta$ . Die Kinästhetik ist nicht ausgeschaltet: Optische und kinästhetische Orientierung in Konkurrenz. ■ und ● : Erklärung und Deutung siehe Abb. 12. Folgende Läufe, die nicht in die Abbildung aufgenommen sind, wurden nicht für  $\alpha_r$  gewertet:  $\beta = 180^\circ$ :  $-48^\circ$ ,  $-65^\circ$ ,  $-78^\circ$ ,  $-82^\circ$ ,  $-88^\circ$ ,  $-92^\circ$ ,  $-100^\circ$ ,  $-127^\circ$ . Die Spinne startet in eine Kompromißrichtung (Kurvenzug). Außerdem findet man rein optisch orientierte Läufe (dünne Gerade) und Einstellungen in die kinästhetische Sollrichtung ( $0^\circ$ -Abszisse).

reaktionsstärke vergleichen, die an einer Reihe von Tieren untersucht worden sind: z.B. bei Insekten (JANDER 1963, SCHÖNE 1950, 1962) und bei Wirbeltieren (v.HOLST 1950, SCHÖNE 1964). In allen diesen Beispielen folgt die Stärke der Drehreaktion dem Sinus der Reizrichtung.

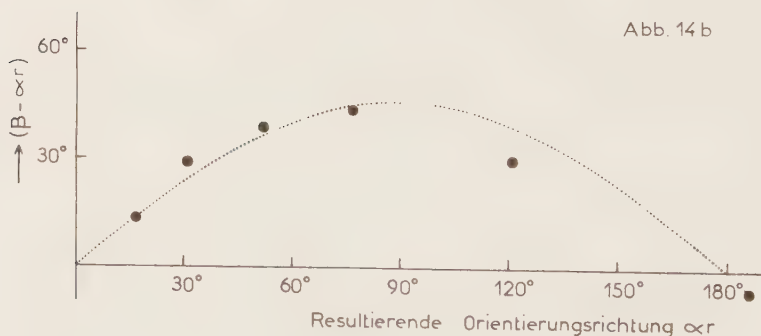
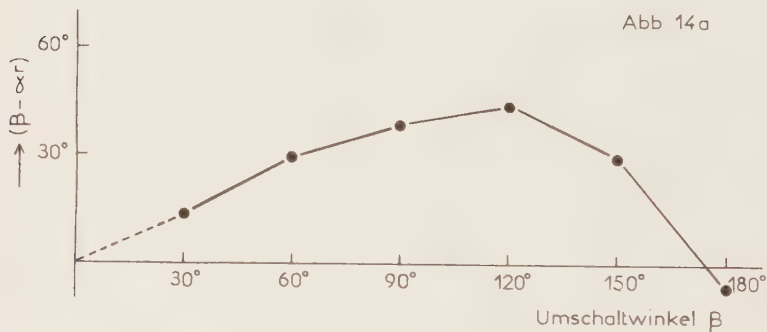


Abb. 14. Optische Drehtendenz.

- Differenz zwischen Umschaltwinkel  $\beta$  und resultierender Orientierungsrichtung  $\alpha_r$  als Funktion des Umschaltwinkels.
- Sinusförmiger Verlauf der optischen Drehtendenz.

## 2. KompromißEinstellungen mit Richtungswechsel

Außer den im vorangehenden Abschnitt beschriebenen Orientierungsmöglichkeiten kommt es bei Umschaltversuchen ab  $60^\circ$  vor, daß die Spinne zunächst ein Wegstück in die Wartenrichtung zurücklegt, sich plötzlich umdreht und eine neue Richtung einschlägt. Beschrieben ist diese Reaktion bereits bei BARTELS (1929, S. 573) und bei GÖRNER (1958, S. 131). Abb. 15 veranschaulicht einen derartigen Lauf mit Richtungswechsel. Solche Läufe werden im folgenden als "Doppelläufe" bezeichnet. Sie treten am häufigsten bei einem Umschaltwinkel von  $\beta = 150^\circ$  auf (Abb. 16). Bei diesen Doppelläufen sind folgende Fragen zu klären:

a. U r s a c h e : Diese Frage kann nur spekulativ beantwortet werden. Man könnte sich vorstellen, daß mit zunehmendem Winkel zwischen optischer und kinästhetischer Sollrichtung die Bestimmung einer Kompromißrichtung schwieriger wird. Die Spinne orientiert sich daher alternativ, optisch oder kinästhetisch. Orientiert sie sich kinästhetisch, dann könnte während des Laufes der optische Mechanismus wieder "eingeschaltet" werden. Durch einen Versuch soll gezeigt werden, daß Doppelläufe nur im Konfliktfall zwischen optischer und kinästhetischer Orientierung auftreten.

V e r s u c h 15 : Die Spinne wird bei eingeschalteter Lichtquelle L 120 ( $= L_1$ ) auf das Netz zum Startbereich gelockt und dort kurz aus dem Netz gehoben, um die Kinästhetik zu löschen. Beim Absetzen wird eine Fliege dazugeworfen und um  $150^\circ$  auf die Lichtquelle L 270 ( $= L_2$ ) umgeschaltet.

Wenn die Spinne keine kinästhetischen Informationen gesammelt hat, werden niemals Doppelläufe registriert.

### b. Orientierung auf dem ersten Wegstück $\overline{BS}$ :

Zunächst soll festgestellt werden, ob ein Zusammenhang zwischen der Größe des Umschaltwinkels und dem ersten Laufwinkel besteht. Aus sämtlichen Doppelläufen (Versuche 10 und 14) werden die Beträge der ersten Winkel gemittelt und mit dem Betrag des zugehörigen Umschaltwinkels korreliert. Ein schwacher Anstieg von Mittel-

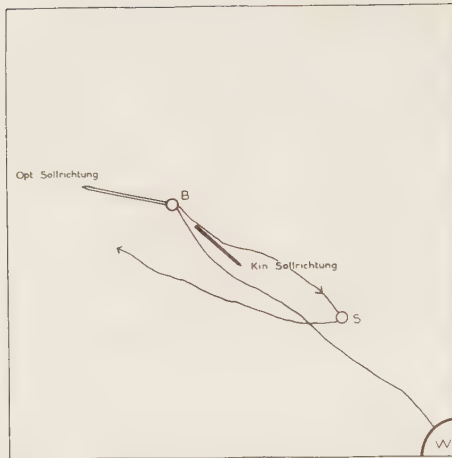


Abb. 15. Beispiel eines Doppellaufes. Umschaltwinkel  $\beta = 150^\circ$ .  
W Warte, B Beuteort, S Wendepunkt nach dem ersten Wegstück BS.

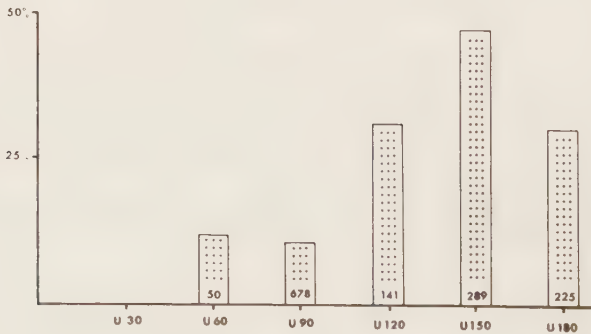


Abb. 16. Prozentuale Häufigkeit der Doppelläufe in Abhängigkeit vom Umschaltwinkel  $\beta$ . In den Säulen: absolute Häufigkeiten.

wert und Streuung ist statistisch nicht zu sichern. Für die Betrachtung der ersten Laufwinkels braucht daher auf die Größe des Umschaltwinkels keine Rücksicht genommen zu werden. - Die Annahme liegt nahe, daß sich Agelena auf dem ersten Wegstück rein kinästhetisch orientiert. Ob dies zutrifft, soll durch einen Versuch entschieden werden.

V e r s u c h 16 a : Die Spinne wird bei angeschalteter Lichtquelle L 120 (=  $L_1$ ) zum Startbereich gelockt. Sie erhält eine Drosophila, gleichzeitig verlischt  $L_1$ . Für den Rückweg stehen Agelena nur kinästhetische Informationen zur Verfügung. Wenn sich die Spinne auf dem ersten Wegstück bei Doppelläufen wirklich nur kinästhetisch orientiert, müßten die ersten Laufwinkel mit den aus diesem Versuch gefundenen Laufwinkeln übereinstimmen.

Der Vergleich erfolgt mit den ersten Laufwinkeln, die aus Umschaltversuchen L 120 ----- L 270 stammen (Versuch 17). Aus dem Verteilungsdiagramm in Abb. 17 geht hervor, daß zwischen rein kinästhetisch orientierten Startrichtungen und ersten Laufwinkeln bei Doppelläufen ein Unterschied besteht ( $0,001 < P < 0,01$ ). Daraus folgt, daß sich Agelena auf dem ersten Wegstück nicht ausschließlich, wenn auch auch vorwiegend kinästhetisch orientiert.

Bei negativer wie bei positiver optischer Sollrichtung findet man negative und positive Abweichungen von der Wartenrichtung. Es ist aber auffällig, daß bei positiver optischer Sollrichtung im gleichen Verhältnis positive Abweichungen von der Wartenrichtung auftreten ( $145 : 49 \approx 3 : 1$ ) wie bei negativer optischer Sollrichtung negative Abweichungen ( $72 : 21 \approx 3,4 : 1$ ). Die Spinne dreht sich also bevorzugt in die Richtung, in die sie sich optisch orientiert einstellen würde.

Für den mittleren ersten Laufwinkel ergibt sich maximal  $\alpha_r = 22,6^\circ$ . Bei der Auswertung fallen darüber hinaus für alle untersuchten Umschaltwinkel einige besonders große Werte auf. Trägt man diese Startrichtungen in einem Laufdiagramm in Bezug auf die umgeschaltete Lichtquelle ein, so lassen sie sich unschwer als spontane Einstellungen in die Grundorientierungsrichtungen deuten (Abb. 18).

Aus den Ergebnissen läßt sich für die Orientierung auf dem ersten Wegstück  $\overline{BS}$  ableiten, daß die Spinne vorwiegend kinästhe-

tisch orientiert ist. Es treten jedoch Abweichungen von der kinästhetischen Sollrichtung auf, die sich ~~vor~~erst nur durch optische Einflüsse (Abweichung in Richtung der umgeschalteten Lichtquelle  $L_2$  oder Einstellung in eine der optischen Grundorientierungsrichtungen) erklären lassen.

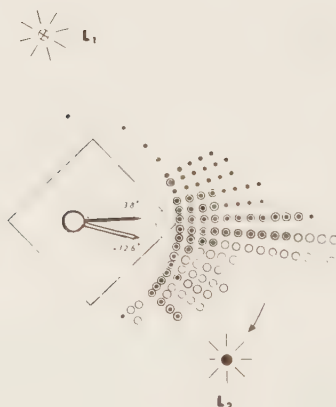


Abb. 17. Startrichtungen auf dem ersten Wegstück bei Doppel-  
läufen. Kreise, umrandeter Pfeil: Startrichtungen nach Umschalten  
von  $L_1$  auf  $L_2$  um  $150^\circ$ ; Punkte, massiver Pfeil: Startrichtungen  
nach Verlöschen der Lichtquelle  $L_1$ . Die Spinne ist nach dem Um-  
schalten auf dem ersten Wegstück vorwiegend kinästhetisch orien-  
tiert.



Abb. 18. Einfluß der Grundorientierung auf den ersten Laufwinkel.  
P positive -, N negative -, L+ und L- laterale Phototaxis. Die  
Spinne stellt sich in einigen Fällen spontan zur umgeschalteten  
Lichtquelle ein.

c. Orientierung auf dem zweiten Wegstück:

Versuch 17: Die Spinne wird bei angeschalteter Lichtquelle L 120 ( $= L_1$ ) zum Startbereich nach B gelockt und erhält dort eine Drosophila. Agelena läuft nach Umschalten auf L 270 ( $= L_2$ ) in etwa 50 % aller Läufe zweifach orientiert (vgl. Abb. 16).

Da die Lampenazimute auf die Netzmitte bezogen sind, ergibt sich in B für die Spinne ein wahrer Umschaltwinkel von  $\beta = 148,5^\circ$ . Die geringe Abweichung von  $1,5^\circ$  vom theoretischen Wert ist bei allen folgenden Berechnungen vernachlässigt.

Die ersten Laufrichtungen wurden bereits für den Vergleich mit rein kinästhetisch orientierten Läufen herangezogen. Die zweiten Laufrichtungen sollen mit den theoretischen Möglichkeiten a, b, c verglichen werden, die anhand der Abb. 19 im Folgenden abgeleitet werden.

a. Agelena "vermutet" die Warte in W. Sie verschiebt den Fixierpunkt der ursprünglichen Lichtquelle während des Laufes nach S um den Umwegwinkel  $\varepsilon_1$  nach links. Die Instanz, die für die Verschiebung des Fixierpunktes verantwortlich ist, hat nur die Meldungen der Proprioceptoren (= kinästhetische Informationen) erhalten. Die scheinbare Wanderung der Lichtquelle über die Retina wurde nicht verarbeitet. Der Kurswinkel  $\alpha$  wird in S an die nach links verschobene Fixierrichtung gelegt. Agelena dreht sich in S und läuft in eine neue Richtung, die um  $\gamma_1 + \alpha$  von der Wartenrichtung abweicht.

Alle Winkel sind als Abweichung von der Wartenrichtung gemessen. Aus den gegebenen Größen werden die theoretischen zweiten Laufrichtungen ebenfalls als Abweichung von der Wartenrichtung berechnet. Zunächst werden die Winkel  $\gamma_1$  und  $\gamma_2$  zeichnerisch bestimmt. Nach den Gesetzen über Stufen- und Wechselwinkel an Parallelen ist  $\gamma_2 - \gamma_1 = \varepsilon_1$ , zweiter Winkel  $= \gamma_2 + \alpha - \gamma_1 = \gamma_1 + \alpha = 150^\circ$ . Für alle zweiten Laufwinkel ergibt sich also ein Abweichwinkel von der Wartenrichtung von  $150^\circ$ .

b. Agelena "vermutet" die Warte in W'. Während des Laufes nach S wird der Fixierpunkt der neuen Lichtquelle  $L_2$  um den Umwegwinkel  $\varepsilon_2$  nach rechts verschoben. Die Meldungen der Proprioceptoren und der Retina stimmen überein und determinieren den Fixierpunkt. Die

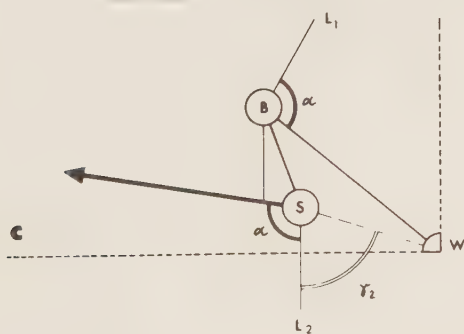
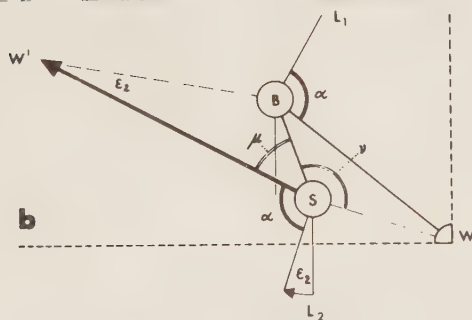
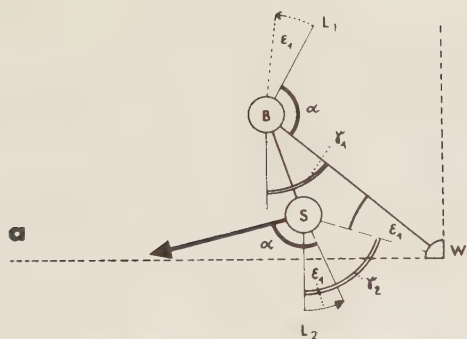


Abb. 19. Theoretische Laufmöglichkeiten. Legende s.S. 42

Spinne dreht sich in S und schlägt eine neue Richtung ein, die um  $\gamma_2 + \alpha + \varepsilon_2$  von der Wartenrichtung abweicht.

Formal ergibt sich der zweite Winkel zu  $\gamma_2 + \alpha + \varepsilon_2$ . Praktisch wird er über die Hilfswinkel  $\mu = W'SB$  und  $\nu = WSB$  bestimmt. Die Berechnung der Hilfswinkel erfolgt aus meßbaren Größen:  $\overline{WB} = \overline{W'B}$ , erster Laufwinkel,  $150^\circ$  - erster Laufwinkel. - Der zweite Laufwinkel ist abhängig von der bis zur Beute zurückgelegten Wegstrecke, dem ersten Wegstück und dem eingeschlagenen ersten Winkel. Diese Parameter sind für jeden Lauf bekannt.

c. Agelena "vermutet" die Warte in W. Die scheinbare Wanderung der Lichtquelle wird nicht berücksichtigt. Auch die Meldungen der Proprioceptoren werden nicht verarbeitet. Die Spinne dreht sich in S und läuft in die Richtung, die sie in B ohne Umweg eingeschlagen hätte, nämlich  $\alpha + \gamma_2$ .

Bei der Rechnung wird zu jedem  $\gamma_2$  der Kurswinkel  $\alpha$  addiert. Der zweite Lauf ist nur von dem Azimut der umgeschalteten Lichtquelle  $L_2$  abhängig.

---

#### Legende zu Abb. 19.

Theoretische Laufmöglichkeiten, nach denen die Spinne den zweiten Laufwinkel in S bestimmen könnte. Lichtquelle  $L_1$  um  $150^\circ$  auf  $L_2$  umgeschaltet. W Warte; W' Lage der Warte nach Verstellen der optischen Sollrichtung um  $150^\circ$ ; B Beuteort; S Wendepunkt;  $\alpha$  Kurswinkel;  $\mu$ ,  $\nu$  Hilfswinkel zur Berechnung des zweiten Laufwinkels;  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$  Umwegwinkel;  $\gamma_1$  Lampenazimut  $L_2$  bezogen auf B;  $\gamma_2$  Lampenazimut  $L_2$  bezogen auf S.

a. Fixierpunkt von  $L_1$  wird um  $\varepsilon_1$  nach links verschoben. Agelena läuft von S aus immer mit  $150^\circ$  Abweichung von der Wartenrichtung.

b. Agelena "vermutet" die Warte in W', auf dem Weg  $\overline{BS}$  verschiebt sie den Fixierpunkt um  $\varepsilon_2$  nach rechts.

c. Agelena läuft von S aus in die Richtung, in die sie auch von B aus gestartet wäre.

**V e r g l e i c h** der aus Versuch 17 gewonnenen Ergebnissen mit den Hypothesen a, b, c. Nach meiner Hypothese ist die in Abb. 20 eingezeichnete Gerade ( $y = x$ ) der geometrische Ort für alle zweiten Läufe, wenn diese fehlerfrei, d.h. ohne Streuung erfolgen würden. Für die statistische Analyse wird zunächst die durch die Meßwerte repräsentierte Regressionsgerade ermittelt. Eine Gerade ist durch ihren Anstieg und einen Punkt definiert. Daher werden die Anstiege der beiden Geraden verglichen und weiterhin geprüft, ob die Meßwerte für einen theoretischen zweiten Laufwinkel mit dem zugehörigen Wert auf der Geraden  $y = x$  übereinstimmen.

Aus Abb. 20 ersieht man, daß die beiden Geraden sich schneiden, d.h., die Bedingung, daß sie ein gemeinsames Koordinatenpaar besitzen müssen, ist bereits erfüllt. - Bei einem Vergleich der Anstiege ergibt sich die beste Korrelation mit der Möglichkeit (b). Der Korrelationskoeffizient beträgt  $r = 0,4$  ; der Anstieg der Regressionsgeraden ist  $b_{y/x} = 0,67$ . Der unterschiedliche Anstieg beider Geraden ist zufällig ( $P = 0,05$ ). Die Korrelation mit der Möglichkeit (c) ist weitaus schlechter:  $r = 0,12$  ;  $b_{y/x} = 0,33$ . Der unterschiedliche Anstieg beider Geraden ist statistisch gesichert ( $0,001 < P < 0,01$ ), eine Prüfung der Lage erübrigt sich daher. Ein Vergleich mit (a) ist ebenfalls nicht mehr nötig.

Bei Doppelläufen ist die Trichterspinne demnach zunächst vorwiegend kinästhetisch orientiert. Nach einer kurzen ersten Wegstrecke wird der kinästhetische Orientierungsmechanismus "abgeschaltet" und der optische "eingeschaltet". Offensichtlich startet die Spinne nicht in eine Kompromißrichtung: Der zweite Laufwinkel ist größer als der Kompromißwinkel für  $\beta = 150^\circ$  (s. Abb. 12). Das erste Wegstück  $\overline{BS}$  wird als U m w e g auf die optische Sollrichtung  $\overline{BW}$  bezogen.

Die Verrechnungsmöglichkeit (b) erweist sich also als beste Erklärung für die Doppelläufe. Um die zugrunde gelegte Verrechnungsweise zu prüfen, sollen durch Veränderung der Versuchsbedingungen die Laufmöglichkeiten (a) und (c) experimentell verwirklicht werden.

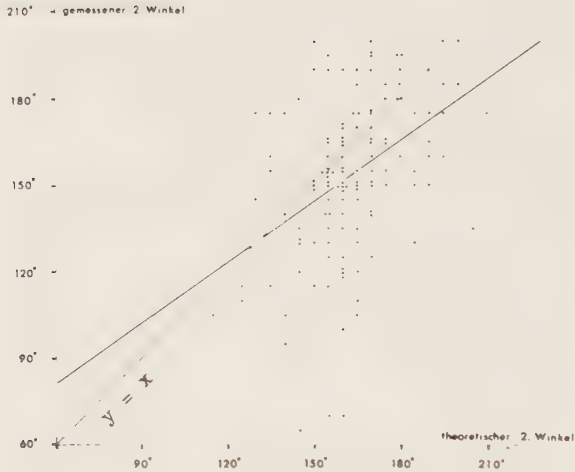


Abb. 20. Korrelation zwischen gemessenem und theoretischem zweiten Laufwinkel. Jeder Punkt repräsentiert einen Lauf. Der unterschiedliche Anstieg der beiden Geraden ist zufällig. Stark gezeichnete Gerade: Durch die Meßwerte repräsentierte Regressionsgerade.  $y = x$  : Geometrischer Ort aller zweiten Läufe, wenn diese exakt der entwickelten Hypothese (b) folgen würden.

V e r s u c h 16 b : Möglichkeit (a). Der durchzuführende Versuch ist eine Weiterführung von Versuch 16 a. Die Spinne wird bei eingeschalteter Lichtquelle  $L_1$  auf das Netz gelockt. Im Startbereich wird sie mit einer Fliege belohnt, gleichzeitig wird das Licht gelöscht. Agelena startet in Richtung Warte. Nachdem sie eine kurze Wegstrecke (bis S) im Dunkeln zurückgelegt hat, wird auf  $L_2$  umgeschaltet.

Auf ihrem Rückweg wird die Spinne gezwungen, zunächst einen kurzen Weg kinästhetisch orientiert zu laufen. Wenn sich die Spinne nach diesem kurzen Stück im Dunkeln wieder nach einer Lichtquelle orientieren kann, stellt sie sich zu dieser in einem Winkel ein, der die scheinbare Wanderung der ursprünglichen Lichtquelle  $L_1$  während des Dunkellaufes berücksichtigt (GÖRNER 1966).

V e r s u c h 18 : Möglichkeit (c). Wie Versuch 16, nur wird die Spinne um die Wegstrecke  $\overline{BS}$  v e r s e t z t . Dabei erweist es sich für das Ergebnis als gleichgültig, ob während des Versetzens die Lichtquelle  $L_2$  bereits brennt, oder ob die Spinne im Dunkeln versetzt wird.

Während des Versetzens erhält die Spinne keine optischen Informationen, die kinästhetischen sind durch das Aufheben gelöscht. Agelena startet in S in die Richtung, die sie optisch orientiert von B aus eingeschlagen hätte.

#### S t a t i s t i s c h e Berechnungen

Versuch 16 b : Ein Vergleich des Ergebnisses mit der Möglichkeit (a) zeigt die beste Übereinstimmung ( $P > 0,05$ ). Die Korrelationsvergleiche (Anstieg) der gefundenen zweiten Laufrichtungen mit den Möglichkeiten (b) und (c) ergeben:  $r = 0,05$  ;  $b_{y/x} = 0,05$  bzw.  $r = 0,12$  ;  $b_{y/x} = 0,19$ . Die Anstiege der gefundenen Regressionsgeraden sind in beiden Fällen signifikant verschieden vom Anstieg der Geraden  $y = x$  ( $P < 0,001$ ). Eine weitere Prüfung der Lage übertrifft sich daher.

Versuch 18: Die beste Korrelation findet man mit der Möglichkeit (c) :  $r = 0,70$  ;  $b_{y/x} = 0,93$ . Der Unterschied zwischen gefundenem und vorgegebenen Anstieg ist zufällig ( $P > 0,05$ ). Beide Geraden haben einen gemeinsamen Schnittpunkt. Die Korrelation mit der Möglichkeit (b) fällt schlechter aus:  $r = 0,65$  ;  $b_{y/x} = 0,44$ . Die Anstiege beider Geraden sind unterschiedlich ( $P < 0,001$ ), eine weitere Prüfung entfällt daher.

## D. Diskussion : Versuch einer Analyse der photomenotaktischen Fehler

Aus den Ergebnissen der Versuche zur Photomenotaxis ergibt sich die Frage nach den Ursachen der Abweichungen. Der optische Orientierungsmechanismus ist nicht in der Lage, dem Tier zu jedem beliebigen Lampenazimut den exakten Menotaxiswinkel (= Wartenkurs) anzugeben. Geht man davon aus, daß die optische Orientierung der Trichterspinnne auf einem ähnlichen Mechanismus beruht wie die Orientierung der Insekten (JANDER 1957), dann könnten Abweichungen von der theoretischen Richtung auf einer fehlerhaften Verrechnung des Drehkommandos mit der Drehtendenz beruhen.

Aus den Kontrollen (Abb. 8 a) wird abgeleitet, daß die Streuung der Startrichtungen immer dann am kleinsten ist, wenn Agelena die zur Orientierung benutzte Lichtquelle genau vorn oder genau hinten fixiert. Die Spinne weicht dann nicht signifikant von der theoretischen Heimkehrrichtung ab ( $P > 0,05$ ). Wendet man diese beiden Befunde auf Umschaltversuche an, so ergibt sich eine Kompromißrichtung aus optischer und kinästhetischer Orientierung,  $S_{Op/Ki}$ . Diese Kompromißrichtung wird **K o m p r o m i ß - Sollrichtung** genannt. Sie ist bei Umschaltversuchen die theoretische Heimkehrrichtung. Bei Umschaltwinkeln von  $90^\circ$  ist  $S_{Op/Ki} \approx \pm 55^\circ$ . Bleibt die Lichtquelle während eines Laufes unverändert, stimmen also optische und kinästhetische Sollrichtung überein (Kontrolle:  $S_{Op} = S_{Ki}$ ), dann ist die Wartenrichtung die theoretische Heimkehrrichtung.

In Abb. 8 sind die Startrichtungen der Spinne als Funktion des Sollwinkels der Kontrolle (Versuch 9) bzw. der beiden Umschaltversuche (Versuche 10 a, b) dargestellt. Die Abszissen der Kurven sind so gegeneinander verschoben, daß diejenigen Startrichtungen der Kontrollen und der Umschaltversuche, in denen Agelena die Lichtquelle genau vorne bzw. genau hinten fixiert, untereinander liegen. Man erkennt ohne Mühe einen ähnlichen Verlauf der vergleichbaren Kurvenabschnitte. Daraus läßt sich schließen, daß die Abweichungen von der jeweiligen Sollrichtung (Wartenrichtung bzw. Kompromiß-Sollrichtung) auf die gleiche Ursache, nämlich auf die Richtung der Lichtquelle in Bezug zur Sollrichtung, zurückzuführen sein müssen.

Aus den Kurven läßt sich jeder Winkel, unter dem die Spinne die Lichtquelle fixiert, ablesen: Man erhält den Winkel zur Lichtquelle, indem man den Ordinatenwert von dem jeweils zugehörigen Abszissenwert subtrahiert. Beispiel: In Abb. 8 c<sub>1</sub> weicht Agelena bei einem Sollwinkel  $\alpha_s = 125^\circ$  um  $-55^\circ$ , also um  $55^\circ$  nach links, von der Wartenrichtung ab. Sie fixiert dabei die Lichtquelle unter einem Winkel von  $-55^\circ - 125^\circ = (-) 180^\circ$  d.h. genau hinten. Die Abweichung von der Wartenrichtung, bei der Agelena die Lichtquelle hinten fixiert, wurde Kompromiß-Sollrichtung (s. oben) genannt.

Die Abweichungen im hinteren Fixierbereich von der Lichtquelle weg könnten zwanglos durch den Einfluß einer negativen Phototaxis erklärt werden. Dann wäre jedoch nicht einzusehen, warum sich im vorderen Fixierbereich nicht ein entsprechender Einfluß der positiven Phototaxis bemerkbar macht. Eine Erklärung hierfür wird weiter unten versucht werden. Zunächst soll jedoch noch einmal darauf hingewiesen werden, daß die Streuungen -je nach Sollwinkel- verschieden groß sind. Der Verdacht liegt nahe, daß nicht eine einzige Verteilung vorliegt, sondern daß sich zwei oder mehrere Verteilungen überlagern. Wenn nur ein Störfaktor die Rückläufe beeinflusst, dann ist eine Normalverteilung der Meßwerte um die resultierende Orientierungsrichtung  $\alpha_r$  zu erwarten. Liegen mehrere Störfaktoren vor, dann gibt es entsprechend mehrgipflige Verteilungen. Ob tatsächlich mehrere Störfaktoren auftreten, soll an den Ergebnissen der Umschaltversuche (Versuch 10) geprüft werden. In Abb. 21 sind am Beispiel der Versuchsreihe 10 b ( $S_{Op} = -90^\circ$ ) die Verteilungen der Einzelwerte je drei benachbarter Sollwinkelklassen dargestellt. Aus den Verteilungsdiagrammen ist zu entnehmen, daß der photomenotaktische Lauf der Trichterspinne durch wenigstens zwei Faktoren gestört wird. Sie haben je nach Größe des Sollwinkels verschieden starken Einfluß und verursachen daher eine unterschiedliche Streuung. (Eine statistische Absicherung der Zweigipfligkeit in Abb. 21 a war mir mit den zur Verfügung stehenden statistischen Methoden nicht möglich.)

Als Störfaktor kommt die o p t i s c h e G r u n d o r i e n t i e r u n g in Frage. Unter den vier Einstellmöglichkeiten der Grundorientierung herrscht die negative Phototaxis vor. Diese

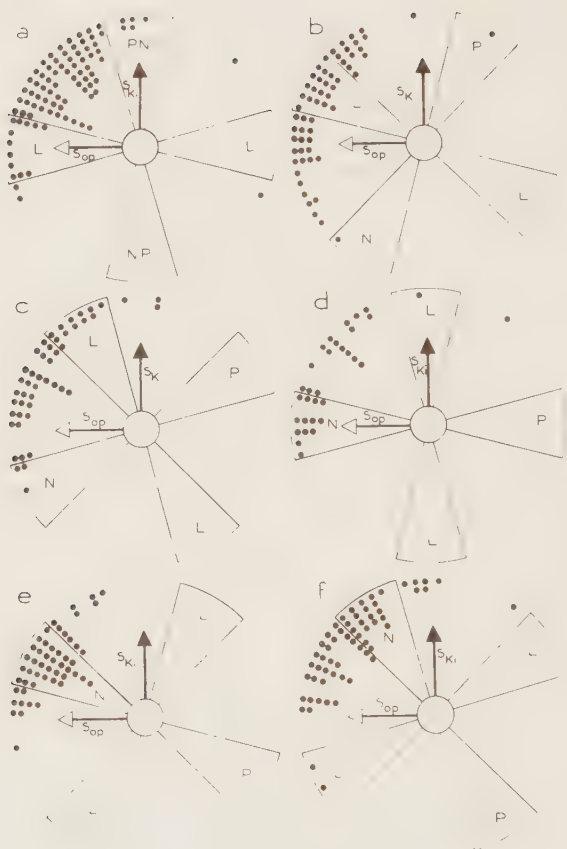


Abb. 21. Einfluß des Grundorientierungsmusters auf die Startrichtungen nach Umschalten einer Lichtquelle um  $90^\circ$ . Die Sektoren geben die Richtung der positiven P, lateralen L und negativen N Phototaxis an.  $S_{Op}$  optische Sollrichtung,  $S_{Ki}$  kinästhetische Sollrichtung.

- a. Einfluß von P bzw. N und L verursachen zwei Verteilungsgipfel.
- b.  $N$  beginnt auf die Kompromißrichtungen zu wirken: breitere Verteilung.
- c.d.e. je weiter sich N den Kompromißrichtungen nähert, um so deutlicher wird eine eingipflige Verteilung.
- f. L beginnt zu wirken: Die Verteilung wird wieder breiter.

Befunde (s.S. 25) sollen auf die *Photomenotaxis* übertragen werden: Es wird angenommen, daß die Bestimmung der theoretischen Heimkehrrichtung Einflüssen aus der optischen Grundorientierung unterliegt. In welcher Weise die Verrechnung dieser Störung erklärt werden kann, soll im Folgenden abgeleitet werden.

1. Setzt man die Häufigkeit der spontanen Richtungswahlen der Lateralphototaxis gleich 1, so erhält man ein Verhältnis spontaner optischer Richtungswahlen von positiver, rechter (+) und linker (-) lateraler sowie negativer Phototaxis von:

$$P : L(+) : N : L(-) = 0,6 : 1 : 1,7 : 1$$

Dieses Verhältnis wird kurz *Grundorientierungsmuster* genannt. Die Versuchsbedingungen sind bei grundorientiertem und menotaktisch orientiertem Lauf die gleichen: Die mittlere Beleuchtungsstärke beträgt 100 Lux, die Spinne ist in "Beutefangstimmung". Die aus optischen und kinästhetischen Informationen ermittelte Sollrichtung ( $S_{Op/Ki}$ ) sei durch das Grundorientierungsmuster gestört. Jeder Lauf eines Tieres sei jeweils durch eine der vier Grundorientierungsrichtungen beeinflusst. Die gemittelte resultierende Orientierungsrichtung  $\alpha_r$  ist daher durch die Summe der durch je einen der vier Faktoren (P, L+, N und L-) gestörten Einzelläufe bestimmt.

2. In Abb. 21 liegen nun keine viergipfligen Verteilungen vor. Die Befunde deuten darauf hin, daß die jeweils der theoretischen Heimkehrrichtung benachbart liegenden Grundorientierungsrichtungen maximalen Einfluß auf die Laufrichtung der Spinne haben. Daß die beiden anderen postulierten Faktoren nicht als weitere Verteilungsgipfel erscheinen, liegt -nach unserer Hypothese- daran, daß der Einfluß der Störfaktoren je nach Sollwinkel verschieden stark ist. In Abb. 22 sind die Behiehungen für den Einfluß der positiven Phototaxis am Beispiel  $\alpha_g = 30^\circ$  erläutert. Aus optischen und kinästhetischen Informationen wird die Sollrichtung  $\vec{S}$  ermittelt. Entsprechend unserer Hypothese startet die Spinne nicht in Richtung  $\vec{S}$ , sondern wird durch jeweils einen der vier Grundorientierungseinflüsse abgelenkt. Diese Ablenkung soll durch eine vektorielle Verrechnung beschrieben werden. Die Längen der Vektoren des Grundorientierungsmusters sind P, L(+), N und L(-). Der aus vektorieller

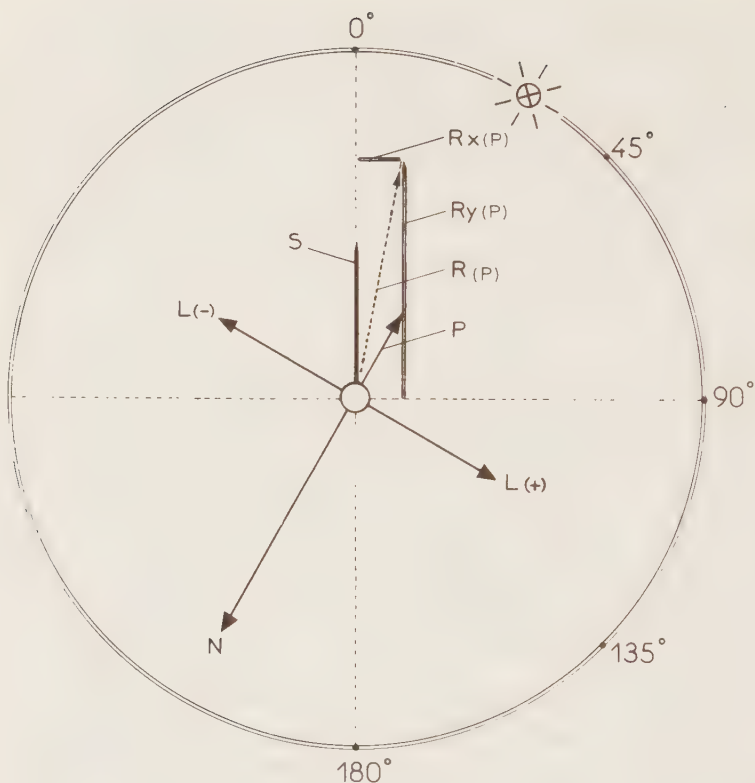


Abb. 22. Deutung der menotaktischen Fehler.

Auf Grund optischer und kinästhetischer Informationen ermittelt die Spinne die theoretische Heimkehrrichtung (Sollrichtung)  $\vec{S}$ . Auf  $\vec{S}$  wirke die positive Phototaxis  $\vec{P}$ . Der aus  $\vec{P}$  und  $\vec{S}$  resultierende Vektor  $\vec{R}_{(P)}$  wird in seine Komponentenvektoren  $\vec{R}_{x(P)}$  und  $\vec{R}_{y(P)}$  zerlegt. Der Betrag ihres Vektorproduktes sei ein Maß für die Stärke der Abweichung, die durch den Einfluß der positiven Phototaxis verursacht wird. Verfährt man ebenso mit  $L(+)$ ,  $L(-)$  und  $N$  und addiert die erhaltenen Produkte, so erhält man eine Funktion, deren Schaubild in Abb. 8  $a_1$ ,  $b_1$ ,  $c_1$  dargestellt ist.

Summation von  $\vec{S}$  und  $\vec{P}$  resultierende Vektor  $\vec{R}_P$  wird in seine Komponentenvektoren zerlegt,  $\vec{R}_{x(P)}$  und  $\vec{R}_{y(P)}$ . Der Betrag des Vektorproduktes  $|\vec{R}_{x(P)} \times \vec{R}_{y(P)}|$  soll ein Maß für die Ablenkung durch den Einfluß der positiven Phototaxis sein. Entsprechend wird mit den verbleibenden Vektoren  $\vec{L}(+)$ ,  $\vec{L}(-)$  und  $\vec{N}$  verfahren.

Nach (1) soll nun die Funktion ermittelt werden, die eine Aussage über die Summe der durch das Grundorientierungsmuster gestörten Startrichtungen macht. Dazu werden die Beträge der vier "Abweichprodukte" addiert:

$$F = |\vec{R}_{x(P)} \times \vec{R}_{y(P)}| + |\vec{R}_{x(L+)} \times \vec{R}_{y(L+)}| + |\vec{R}_{x(N)} \times \vec{R}_{y(N)}| + |\vec{R}_{x(L-)} \times \vec{R}_{y(L-)}|$$

Die Längen der Komponentenvektoren lassen sich als Funktion des Sollwinkels  $\alpha_s$  und des Betrages von  $\vec{S}$  (= S) darstellen.

$\alpha_s$ , für die Kontrollversuche, Abb. 8 a

$\alpha'_s = \alpha_s - 55^\circ$ , für die Umschaltversuche, Abb. 8 b

$\alpha_s + 55^\circ$ , für die Umschaltversuche, Abb. 8 c

Man erhält:

$$F = P \sin \alpha'_s (S + P \cos \alpha'_s) + L_{(+)} \cos \alpha'_s (S - L_{(+)} \sin \alpha'_s) + (-)N \sin \alpha'_s (S - N \cos \alpha'_s) + (-)L_{(-)} \cos \alpha'_s (S + L_{(-)} \sin \alpha'_s)$$

Multipliziert man diesen Ausdruck aus und faßt zusammen, so folgt:

$$F = (P S - N S) \sin \alpha'_s + (P^2 - 2 L^2 + N^2) \sin \alpha'_s \cos \alpha'_s \quad \text{oder:} \\ F = 1/2 (P^2 - 2 L^2 + N^2) \sin 2 \alpha'_s - S (N - P) \sin \alpha'_s$$

Die gesuchte Funktion setzt sich aus der Summe zweier Teilfunktionen mit verschiedener Periodenlänge zusammen. Über die absoluten Größen von P, L, N und S ist vorläufig nichts bekannt. In erster Annäherung werden die Werte aus den Kurven in Abb. 8 entnommen.

a. Aus dem Grundorientierungsmuster ergeben sich die beiden Gleichungen

$$(1) P = 0,6 L \quad \text{und} \quad (2) N = 1,7 L$$

Für die abzuleitende Funktion  $F$  erweist es sich als gleichgültig, ob an Stelle von (1) und (2) auch die beiden anderen möglichen Gleichungspaare benutzt werden, die sich aus dem Grundorientierungsmuster ergeben:  $P = 0,4 N$  und  $L = 0,6 N$  oder  $L = 1,6 P$  und  $N = 2,7 P$ .

b. Hat die Gesamtfunktion eine Nullstelle, dann sind an dieser Stelle die Ordinatenbeträge der beiden Teilfunktionen gleich. Aus den Nullstellen der Kurven in Abb. 8 wird ein mittlerer Wert von  $\alpha_s = 65^\circ$  abgelesen und in die Rechnung eingesetzt. (Für den Vergleich der drei Kurven wird der Sollwinkel der Kontrollen, Abb. 8 a zugrunde gelegt, da die Abszissen in Abb. 8 b und 8 c um  $+ 55^\circ$  bzw.  $- 55^\circ$  versetzt sind, s.S. 21).

$$(3) \frac{1}{2} (P^2 - 2 L^2 + N^2) \sin 130^\circ = S (N - P) \sin 65^\circ$$

mit (1) und (2) ergibt sich:

$L (0,48 L - S) = 0$ . Die Lösung  $L = 0$  wird eliminiert, es bleibt:

$$(4) S = 0,48 L$$

c. Bei  $\alpha'_s = 90^\circ$  hat die erste Teilfunktion eine Nullstelle. Der Wert der resultierenden Orientierungsrichtung an dieser Stelle ist gleich dem Ordinatenbetrag der zweiten Teilfunktion. Aus den drei kurvenverläufen in Abb. 8 wird ein gemittelter Wert von  $\alpha_r = - 5,5^\circ$  abgelesen. (Für die Kontrollen wird die Abweichung bei  $\alpha_s = 100^\circ$  gewertet.)

$$(5) S (N - P) = 5,5 \quad \text{mit (1) und (2):}$$

$$(6) S L = 5$$

Aus den Gleichungen (4) und (6) kann man die Orientierungsgrößen berechnen:

$$P = 1,94 ; L = 3,23 ; N = 5,49 ; S = 1,55$$

Setzt man diese Werte in die Gesamtfunktion  $F$  ein, dann erhält man:

$$\underline{F = 6,5 \sin 2 \alpha'_s - 5,5 \sin \alpha'_s}$$

Das Bild dieser Funktion ist in Abb. 8 a, b und c zum Vergleich mit den empirisch gefundenen Kurven eingetragen.

In einem Modell könnte man die Abweichung der Spinne vom direkten Kurs durch ein zeitlich begrenztes Drehmoment erzeugen. Das Drehmoment wäre definiert durch das Vektorprodukt aus den Komponentenvektoren:  $\vec{R}_x \times \vec{R}_y = \vec{R}_x \cdot \vec{R}_y \cdot \sin 90^\circ$ .

Die Instanz, von der die Drehreaktion gesteuert wird, ist das Lagezentrum (v.HOLST 1950, BIRUKOW 1954). Im Lagezentrum wird auch die afferente Dreherregung (= Drehtendenz) kompensiert (Kompensationstheorie, JANDER 1957). Die drehtendenzfreie Nullstelle wird dadurch in eine neue Sollrichtung verschoben. Bei der photomenotaktischen Orientierung der Trichterspinne könnte die optische Sollrichtung durch jeweils eines der vier verschiedenen Drehkommandos eingestellt werden, je nachdem, welcher "Grundorientierungsstimmung" die optische Drehtendenz folgt: positiver, negativer oder lateraler Phototaxis. Ob die Fehler dadurch entstehen, daß die Kompensation, durch Einflüsse des Grundorientierungsmusters bedingt, unvollständig ist, oder aber dadurch, daß eine genau bestimmte Sollrichtung nachträglich durch das Grundorientierungsmuster überlagert wird, ist noch nicht geklärt. Bisher gibt es für die zweite Möglichkeit einen Hinweis. Die Trichterspinne kann sich trotz optischer Marken kinästhetisch orientieren. Auch bei diesen Läufen findet man Abweichungen von der theoretischen Heimkehrrichtung, die nicht auftreten, wenn die Spinne im Dunkeln läuft.

## Z u s a m m e n f a s s u n g

1. Die Trichterspinnne Agelena labyrinthica weicht auf ihrem photomenotaktisch orientierten Lauf systematisch von der theoretischen Heimkehrrichtung (Wartenrichtung) ab. Diese Abweichungen (Fehler der photomenotaktischen Orientierung) werden in einfachen Rückläufen (Kontrollen) sowie in Umschaltversuchen (optische und kinästhetische Orientierung stehen in Konkurrenz) quantitativ erfaßt: Die Spinne weicht im Mittel nicht von der theoretischen Heimkehrrichtung ab, wenn sie die zur Orientierung benutzte Lichtquelle auf dem Rückweg vorn bis etwa seitlich fixiert. die Fehler werden maximal, wenn die Lichtquelle seitlich hinten fixiert wird.

2. Die Trichterspinnne kann sich unter bestimmten Bedingungen spontan zu einer Reizquelle einstellen (Grundorientierung). Die Vorzugsrichtungen zu einer Lichtquelle sowie zur Richtung der Schwerkraft sind die positive -, die negative - und die laterale Photo- bzw. Geotaxis. .

3. Setzt man optische und kinästhetische Orientierung in Konkurrenz, dann treten folgende Einstellungen mit unterschiedlicher Häufigkeit auf:

- a. Agelena startet in eine Kompromißrichtung
- b. Agelena startet rein optisch oder rein kinästhetisch orientiert.
- c. Agelena stellt sich spontan in eine der Grundorientierungsrichtungen ein.
- d. Bei Umschaltwinkeln von  $60^{\circ}$  und darüber startet Agelena zunächst kinästhetisch orientiert und läuft nach einem kurzen Stück optisch orientiert weiter. Das Zusammenwirken von optischer und kinästhetischer Orientierung auf beiden Wegstücken wird diskutiert.

4. Zur Deutung der Fehler der photomenotaktischen Orientierung wird eine Hypothese entwickelt, die davon ausgeht, daß die menotaktisch orientierten Läufe durch die Grundorientierung beeinflusst sind.

# L i t e r a t u r

- BÄSSLER, U.: Zum Einfluß von Schwerkraft und Licht auf die Ruhestellung der Stabheuschrecke (Carausius morosus). Z. Naturforschg. 17 b, 477 - 480 (1962).
- BALTZER, F.: Über die Orientierung der Trichterspinnne Agelena labyrinthica (Cl.) nach der Spannung des Netzes. Rev. suisse Zool. 37, 363 - 369 (1930).
- BARTELS, M.: Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an der Trichterspinnne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 10, 527 - 593 (1929).
- BATSCHULET, E.: Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Washington: Amer.Inst.Biol.Sci. 1965
- BAUERS, Ch.: Der Fixierbereich des Insektenauges. Z. vergl. Physiol. 34, 589 - 605 (1953).
- BIRUKOW, G.: Photo- Geomenotaxis bei Geotrupes silvaticus PANZ. und ihre zentralnervöse Koordination. Z. vergl. Physiol. 36, 176 - 211 (1954).
- BOCH, R.: Unveröffentlichte Versuche über die Orientierung der Honigbiene. zit. bei JANDER 1957.
- CASSIER, P.: Contribution à l'étude des réactions photo-ménotaxiques du criquet migrateur (Locusta migratoria migratorioides R. & F.). Leur déterminisme sensoriel. Insectes Sociaux 12, 363 - 382 (1965).
- CORNWELL, P.B.: The function of the ocelli of Galliphora (Diptera) and Locusta (Orthoptera). J. exp. Biol. 32, 217 - 237 (1955).
- CROZIER, W.J., and E.WOLF: Dark adaption in Agriolimax. J. Gen. Physiol. 12, 83 (1929).
- DÜRRWÄCHTER, G.: Untersuchungen über Phototaxis und Geotaxis einiger Drosophila-Mutanten nach Aufzucht in verschiedenen Lichtbedingungen. Z. Tierpsychol. 14, 1 - 28 (1957).
- EMEIS, D.: Untersuchungen zur Lichtkompaorientierung des Wasserläufers Velia currens F. Z. Tierpsychol. 16, 129 - 154 (1959).
- ERCOLINI, A.: Ricerche sull'orientamento astronomico di anfipodi litorali della zona equatoriale. I. L'orientamento solare in una popolazione somala di Talorchestia martensii WEBER. Z. vergl. Physiol. 49, 138 - 171 (1964).

- FRAENKEL, G.: Über Photomenotaxis bei Elysia viridis. Z. vergl. Physiol. 6, 385 (1927).
- FRISCH, K.v.: Die "Sprache" der Bienen und ihre Nutzenanwendung in der Landwirtschaft. Experientia (Basel) 2, H.10 (1946 a).
- Die Tänze der Bienen. Öst. zool. Z. 1, 1 - 48 (1946 b).
- Die Richtungsorientierung der Bienen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 58 - 72 (1952).
- u. M.LINDAUER: Über die "Mißweisung" bei den richtungsweisen-Tänzen der Bienen. Naturwissenschaften 48, 585 - 594 (1961).
- GÖRNER, P.: Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 41, 111 - 153 (1958).
- Die Orientierung der Trichterspinne nach polarisiertem Licht. Z. vergl. Physiol. 45, 307 - 314 (1962).
- Über die Koppelung der optischen und kinästhetischen Orientierung bei den Trichterspinnen Agelena labyrinthica (CLERCK) und Agelena gracilens (C.L.KOCH). Z. vergl. Physiol. 53, 253 - 276 (1966).
- HOLST, E.v.: Die Arbeitsweise des Statolithenapparates bei Fischen. Z. vergl. Physiol. 32, 60 - 120 (1950).
- u. H.MITTELSTAEDT: Das Reafferenzprinzip. Naturwissenschaften 37, 464 - 476 (1950).
- HOLZAPFEL, M.: Die nicht-optische Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 20, 55 - 116 (1933).
- Experimentelle Untersuchungen über das Zusammenfinden der Geschlechter bei der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 22, 656 - 690 (1935).
- JANDER, R.: Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (Formica rufa). Z. vergl. Physiol. 40, 162 - 238 (1957).
- Menotaxis und Winkeltransponieren bei Köcherfliegen (Trichoptera). Z. vergl. Physiol. 43, 680 - 686 (1960).
- Grundleistungen der Licht- und Schwereorientierung von Insekten. Z. vergl. Physiol. 47, 381 - 430 (1963).
- Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Jena, 266 - 306 (1966).

- JANDER, R. u. Ch.K.BARRY: Die phototaktische Gegenkopplung von Stirnocellen und Facettenaugen in der Phototropotaxis der Heuschrecken und Grillen (Saltatoptera: Locusta migratoria und Gryllus bimaculatus). Z. vergl. Physiol. 57, 432 - 458 (1968).
- MARKL, H.: Geomenotaktische Fehlorientierung bei Formica polyctena FÖRSTER. Z. vergl. Physiol. 48, 552 - 586 (1964).
- Schwerkraftdressuren an Honigbienen. I. Die geomenotaktische Fehlorientierung. Z. vergl. Physiol. 53, 328 - 352 (1966).
- MITTELSTAEDT, H.: Physiologie des Gleichgewichtssinnes bei fliegenden Libellen. Z. vergl. Physiol. 32, 422 - 463 (1950).
- PAPI, F., and P.TONGIORGI: Innate and learned components in the astronomical orientation of wolf spiders. *Ergebn. Biol.* 26, 259 - 280 (1963).
- PARDI, L., e A.ERCOLINI: Ricerche sull-orientamento astronomico di anfipodi litorali della zona equatoriale. II. L'orientamento lunare in una popolazione somala di Talorchestia martensii WEBER. Z. vergl. Physiol. 50, 225 - 249 (1965).
- RICHARD, G.: Le phototropisme du termite à cou jaune (Calotermes flavicollis FABR.) et ses bases sensorielles. *Ann. Sci. natur. Zool., Sér. XI*, 12, 485 - 603 (1950).
- SCHMIDT-KOENIG, K.: Die Sonne als Kompaß im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben. Z. Tierpsychol. 18, 221 - 244 (1961).
- SCHÖNE, H.: Die Lichtorientierung der Larven von Acilius und Dytiscus. Z. vergl. Physiol. 33, 63 - 98 (1950).
- Optisch gesteuerte Lageänderungen (Versuche an Dytiscidenlarven zur Vertikalorientierung). Z. vergl. Physiol. 45, 590 - 604 (1962).
- Über die Arbeitsweise der Statolithenapparate bei Plattfischen. *Jahresheft Verb. Dt. Biol.* 4, 135 - 156 (1964).
- WATERMAN, T.H.: The analysis of spatial orientation. *Ergebn. Biol.* 26, 98 - 117 (1963).
- WEYRAUCH, W.: Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorientierung von Arthropoden. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* 47, 291 (1937).
- YAGI, N.: Phototropism of Dixippus morosus. *J. Gen. Physiol.* 11, 297 - 300 (1927).



## L e b e n s l a u f

Am 19. November 1941 wurde ich in Hamburg als Sohn des Biologen Dr. Walter Moller und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Fischer geboren. Nach vier Jahren Grundschule in Wedel/Holstein besuchte ich das Gymnasium in Uetersen/Holstein, an dem ich am 25. Februar 1961 die Reifeprüfung bestand.

Die ersten beiden Semester (SS 1961 und WS 1961/62) war ich an der Philipps-Universität in Marburg immatrikuliert. Im SS 1962 setzte ich mein Studium an der Freien Universität Berlin fort. Am 26. November bestand ich die Vorprüfung zu Diplomprüfung. Im Februar 1965 begann ich bei Herrn Prof.Dr.K. Urich unter der Anleitung von Herrn Priv.Do. Dr.P. Görner mit der Anfertigung der vorliegenden Dissertation.

Meine akademischen Lehrer waren in Marburg die Herren Professoren Kessel, Mattes, Seidel, Wahl (Zoologie); Drawert (Botanik); Dimroth, Mahr (Chemie) und Walcher (Physik). In Berlin waren es die Herren Professoren Günther, Herter, Kemper, Peus, Ulrich, Urich (Zoologie); Laskowski, Lüers (Genetik); Eckardt, Reinert, Schulze (Botanik); Lautsch, Jahr, Schenk (Chemie); Lassen (Physik); Überreiter (Mathematik) und Vetter, Plieth (Physikalische Chemie).





**BAMBERGER FOTODRUCK · RUDOLF RODENBUSCH**  
**8600 BAMBERG · Markusplatz 22 · Tel.: 0951/62794**